ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 85

2

ФЕВРАЛЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
2000

Учредители:

РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Ответственный редактор номера **К. Л. Виноградова**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *Н. К. Румянцева*
Корректоры *Л. М. Бова, Н. И. Журавлева* и *Н. А. Тюрина*
Компьютерная верстка *Л. Н. Напольской*

Министерство печати и массовой информации РФ
рег. № 0110163 от 4.02.93
Лицензия № 020297 от 23 июня 1997 г. Подписано к печати 23.12.99. Формат 70×100 $^1/_{16}$. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 13.6. Уч.-изд. л. 16.9. Тираж 445 экз. Тип. зак. № 508. С 297

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1. «Ботанический журнал». Телефон (812)328-62-91

Санкт-Петербургская типография «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

УДК 581.5(517.3) : 551.79

© Н. И. Дорофеюк, П. Е. Тарасов

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ЗАПАДНОЙ И ЮЖНОЙ МОНГОЛИИ В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ И ГОЛОЦЕНЕ

N. I. DOROFEYUK, P. E. TARASOV. VEGETATION OF WESTERN AND SOUTHERN MONGOLIA IN THE LATE PLEISTOCENE AND HOLOCENE

Обсуждаются результаты анализа макроостатков погребенной древесины и данные пыльцевого анализа озерных отложений с территории Западной и Южной Монголии. Пыльцевой анализ донных отложений 3 озер, расположенных на западе Монголии, в Монгольском Алтае, позволяет сделать вывод о том, что в период с 18 000—20 000 до 9000 лет назад (л. н.) безлесная растительность с преобладанием степных (*Artemisia*, *Chenopodiaceae*, *Poaceae*) и тундровых (*Cyperaceae*, кустарниковые формы *Betula* и *Alnus*) элементов была распространена на отметках выше 2000 м над ур. м. Наиболее засушливая фаза имела место 9000—10 000 л. н. Резкие изменения произошли в растительности между 9000 и 8000 л. н. в ответ на потепление и увлажнение климата. В среднем голоцене (4000—8000 л. н.) островные леса, доминантами в которых выступали *Larix*, *Picea* и *Pinus sibirica*, были характерным элементом растительного покрова Монгольского Алтая на абсолютных отметках 1700—2500 м. Те же таксоны и *Abies* совместно произрастали в Гобийском Алтае до 3800 л. н., что подтверждается данными по макроостаткам древесины, датированным радиоуглеродным методом. Состав пыльцевых спектров и макроостатки свидетельствуют о том, что в среднем голоцене лесная растительность покрывала бóльшую площадь в Монгольском и Гобийском Алтае, чем в наши дни. Южная граница темнохвойных пород деревьев располагалась намного южнее тех мест, где темнохвойные таежные леса растут в Монголии в настоящее время. *Picea* и *Abies* исчезли в Гобийском Алтае в период между 4000 и 3500 л. н. В это же время содержание пыльцы *Picea* резко сократилось в отложениях оз. Хотон-Нур в Монгольском Алтае, что свидетельствует об иссушении климата региона. Растительность Западной и Южной Монголии стала очень близка к современной в позднем голоцене.

Ключевые слова: растительность, Монголия, плейстоцен, голоцен, спорово-пыльцевые спектры.

Изучение истории развития растительности крупных регионов позволяет выявить закономерности изменений климата и прогнозировать тенденции дальнейшего развития природы исследуемых территорий. Целью настоящей статьи является подведение некоторых итогов многолетнего палинологического изучения донных отложений монгольских озер, анализ и обобщение опубликованных палеоботанических данных по другим объектам исследований (почвы, аллювиальные отложения, макроостатки погребенной древесины) для более полного представления о пространственных изменениях растительности Западной и Южной Монголии на протяжении последних 18 000 лет.

Значительный объем работ по палинологическому изучению и радиоуглеродному датированию донных отложений монгольских озер и анализу поверхностных спорово-пыльцевых спектров был выполнен палеоботаническим отрядом Совместной советско-монгольской комплексной биологической экспедиции под руководством П. Б. Виппера в 1971—1980 гг. в рамках общей программы изучения природных и биологических ресурсов Монголии, разработанной научным руководителем Экспедиции академиком Е. М. Лавренко. По ряду причин лишь незначительная часть полученных фактических материалов была проанализирована и опубликована (Виппер и др., 1976, 1981, 1989; Дорофеюк, Тарасов, 1998; Gunin et al., 1999). В настоящей публикации мы представляем ранее не публиковавшиеся в отечественной литературе результаты пыльцевого анализа донных отложений озер Монгольского Алтая. Все разрезы адекватно датированы радиоуглеродным методом, что облегчает корреляцию

пыльцевых диаграмм и реконструированных изменений растительного покрова в бассейнах исследованных озер.

Монголия, расположенная в самом центре Азии, на абсолютных отметках от 560 до 4374 м, характеризуется ультраконтинентальным климатом с резко меняющимися среднегодовыми характеристиками в направлении с севера на юг. Средние температуры января изменяются с севера на юг от –32 до –16 °С, а средние температуры июля — с 12 до 24 °С. (Национальный..., 1990). Среднегодовое количество осадков, максимум которых приходится на летние месяцы, достигает 400 мм и более на севере страны и в высокогорном поясе Монгольского Алтая и Хэнтэя и снижается до 50 мм на юге, в пустынях Гоби. Сходные климатические показатели реконструированы по палеоботаническим данным с территории Европы, относящимся к максимуму последнего оледенения (Tarasov et al., 1999). Суровостью климата во многом определяется современное распределение растительного покрова Монголии. Лесостепь и степь доминируют на ее территории (Карта..., 1979), занимая соответственно 25 и 53 % площади страны (Hilbig, 1995). Значительно меньшие площади приходятся на долю пустыни (15 %), горной тайги (4 %) и высокогорной растительности (менее 3 %).

Анализируя публикации, в которых обсуждаются вопросы позднеплейстоценовой и голоценовой истории развития растительности Монголии (Голубева, 1976, 1978; Виппер и др., 1976, 1989; Савина и др., 1981; Динесман и др., 1989; Малаева, 1989б; Севастьянов и др., 1993), мы убедились в том, что большинство из поднятых в них проблем далеки от окончательного решения и требуют более детального изучения. Такое положение обусловлено в первую очередь фрагментарностью имеющихся палеоботанических данных и недостаточным их количеством либо отсутствием радиоуглеродных датировок.

Позднеледниковье характеризуется большинством авторов как фаза, во время которой границы зон сухих степей и пустынь на территории Монголии продвигались к северу от современного их положения, а климат был суше и холоднее современного. Сухость климата устанавливается по преобладанию в составе спорово-пыльцевых спектров пыльцы травянистых растений, а низкие температуры — по наличию в разрезах следов криотурбаций (Голубева, 1976, 1978; Виппер и др., 1989; Севастьянов и др., 1993). Е. М. Малаева (1989б), напротив, делает вывод о том, что в позднеледниковое время облесенность равнинных участков Монголии была выше современной вследствие более низких летних температур и меньшего испарения. При реконструкции растительного покрова Северной Евразии во время максимума последнего оледенения (Tarasov et al., 1999) ни одна из этих точек зрения не была отвергнута. Так, холодная степь реконструирована на северо-западе (оз. Хотон-Нур) и на востоке (р. Керулен) Монголии, а таежная растительность — на севере страны (оз. Цаган-Морть-Нур). Таким образом, растительность 18 000 лет назад (л. н.) обнаруживает сходство с современной. При этом следует отметить, что трех имевшихся в распоряжении авторов точек, датированных позднеледниковьем, явно недостаточно для того, чтобы судить о пространственных сдвигах границ растительных зон.

По данным П. Б. Виппера с соавт. (1976, 1981, 1989), в раннем голоцене (8000—10 000 л. н.) облесенность северо-западных и центральных районов Монголии была ниже современной в связи с усилением сухости климата. Л. Н. Савина с соавт. (1981), анализируя недатированные почвенные профили, пришла к выводу, что осоково-кобрезиевые ассоциации имели более широкое распространение в горах Монгольского Алтая и Хангая около 8000—9000 л. н., отражая похолодание климата. В большинстве публикаций средний голоцен (4000—8000 л. н.) рассматривается как время максимального за последние 10 000 лет распространения лесных сообществ на территории Монголии. Климатические условия того времени трактуются как менее континентальные и более влажные, чем современные. Некоторые авторы (Голубева, 1976, 1978; Малаева, 1989б), напротив, считают, что в среднем голоцене степь занимала бо́льшую площадь на востоке страны, а значит, климат того времени был теплее и суше современного. Постулируемый интервал времени, когда облесенность Монголии достигала максимальных показателей за голоцен, широко варьирует от

работы к работе: 2000—4000 л. н. (Голубева, 1976, 1978; Малаева, 1989б); 2500—4500 л. н. (Виппер и др., 1976; Савина и др., 1981; Севастьянов и др., 1993); 5500—7500 л. н. (Виппер и др., 1981, 1989); 4400—6150 л. н. (Динесман и др., 1989). Во всех реконструкциях состав и распределение растительности на территории Монголии становятся близкими к современным около 2000 л. н. Кроме отмеченных тенденций развития растительности в некоторых публикациях (Виппер и др., 1989; Динесман и др., 1989) отмечаются изменения более низкого ранга (десятки и сотни лет).

Интерпретация спорово-пыльцевых спектров (СПС)

Анализ связей состава растительности Монголии с составом поверхностных СПС имеется в ряде публикаций (Мальгина, 1971; Голубева, 1976; Виппер и др., 1976; Савина, Буренина, 1981; Метельцева, 1983; Шилова, 1984; Динесман и др., 1989; Малаева, 1989а; Чернова, Дирксен, 1995; Tarasov et al., 1998). Основной вывод всех указанных авторов о том, что состав поверхностных СПС довольно хорошо отражает зональное распределение современной растительности, служит теоретическим обоснованием для проведения региональных реконструкций растительности и климата по фоссильным СПС. Этот вывод хорошо иллюстрируют рис. 1 и 2.

Плохая сохранность, дальний занос и переотложение пыльцы и спор могут исказить состав СПС и затруднить объективную интерпретацию палеоданных. В связи с этим мы сочли уместным подробнее остановиться на некоторых особенностях формирования СПС на территории Монголии.

Плохая сохранность пыльцы лиственницы — наиболее распространенного дерева в Монголии — является серьезной проблемой при интерпретации состава фоссильных СПС. Малаева (1989а), анализируя современные СПС из аллювиальных отложений, установила, что пыльца лиственницы легко разрушается в речном потоке, так же как и при химической обработке. С другой стороны, пыльца лиственницы может доминировать в пробах, взятых с поверхности почвы в лиственничных лесах, составляя 10—90 % и более от общего количества пыльцы деревьев и кустарников в зависимости от состава лесной растительности (Савина, Буренина, 1981). Установлено, что лиственница обладает высокой пыльцевой продуктивностью, сходной с таковой других хвойных умеренного пояса, однако разнос пыльцы от дерева-произ-

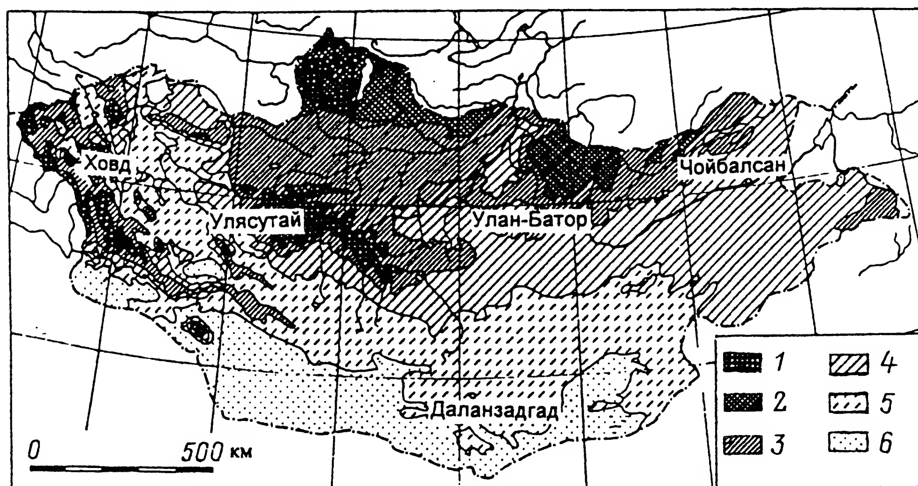


Рис. 1. Зонально-поясные закономерности распределения растительного покрова Монголии (по: «Карта растительности МНР», 1979).

1 — высокогорная растительность, *2* — горная тайга, *3* — горные степи и островные лиственничные леса, *4* — сухие степи, *5* — пустынные степи, *6* — пустыни.

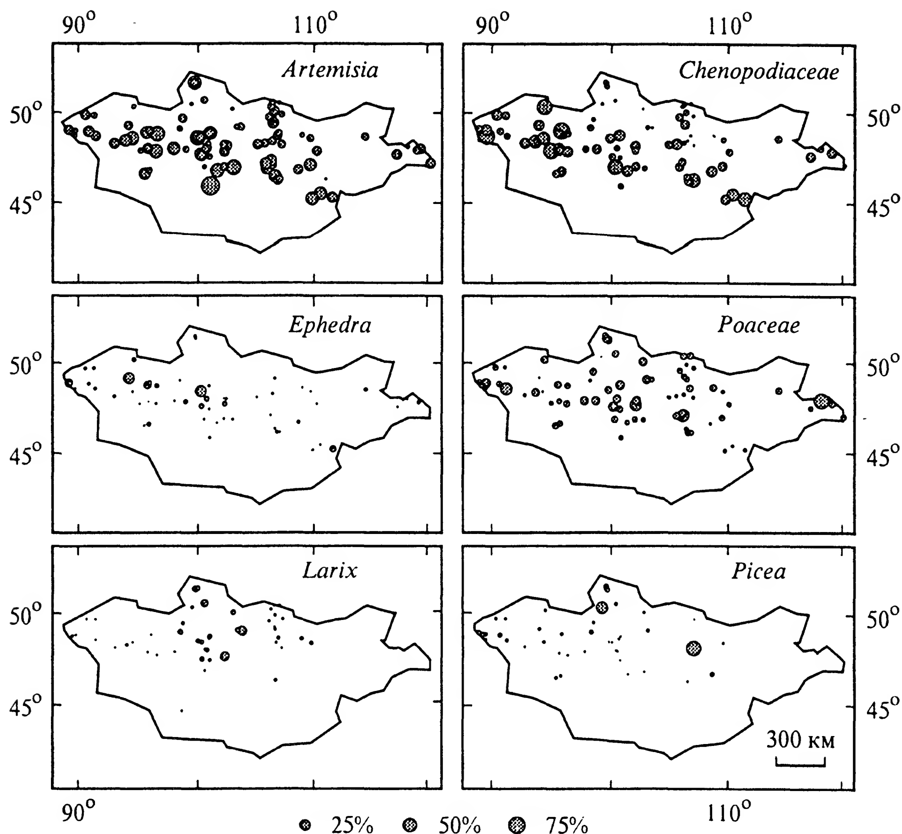


Рис. 2. Содержание пыльцы некоторых ключевых таксонов в поверхностных пробах с территории Монголии (% от общего количества пыльцы древесных и травянистых растений в СПС).

водителя у нее обычно не превышает 200—300 м (Савина, Буренина, 1981). Этим можно во многом объяснить низкое содержание пыльцы в поверхностных СПС, взятых за пределами лиственничного леса или в фоссильных спектрах из озерных отложений. Виппер с соавт. (1976) и Малаева (1989а) сделали вывод о том, что стабильное присутствие в спектрах пусть и небольшого количества пыльцы лиственницы может служить надежным доказательством произрастания этой породы в непосредственной близости от исследуемого разреза.

Следует отметить, что на условия сохранения пыльцы сильно влияет тип вмещающих отложений. Мы уже упоминали о разрушении пыльцы в аллювиальных отложениях. «Немые» горизонты, содержащие единичные пыльцевые зерна, — достаточно обычное явление при анализе отложений речных пойм и террас (Голубева, 1976; Малаева, 1989а). Л. Н. Савина (1981) установила, что в почвенных профилях лишь гумусовый горизонт обычно содержит достаточное для анализа количество пыльцы. Имеющиеся материалы по Монголии указывают на то, что донные отложения озер практически всегда содержат пыльцу и споры, что делает их наиболее благоприятным объектом для палинологического изучения и реконструкции растительности.

При анализе озерно-болотных отложений на территории Монголии не обнаруживаются также и факты переотложения пыльцы из более древних отложений (что может встречаться в аллювиальных отложениях) (Малаева, 1989а, б). Палинологическими исследованиями в Дархатской котловине было установлено присутствие в отложениях террас пыльцы *Tsuga* и других экзотических хвойных (Шилова, 1984).

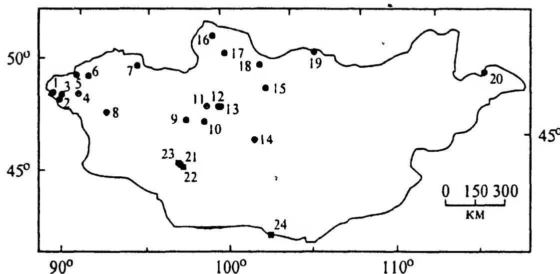


Рис. 3. Местоположение датированных разрезов донных отложений озер, изученных палинологическим методом (кружки) и точек отбора погребенной древесины (квадратики).

Более детальная характеристика точек приводится в таблице.

Г. Ф. Гравис и А. М. Лисун (1974) высказывали предположение, что территория Монголии находится в пределах единого «пыльцевого облака» сосны и березы, формирующегося на территории Забайкалья. Правомерность такого предположения ставит под сомнение возможности проведения региональных палеореконструкций по палинологическим данным, однако оно не подтверждается результатами исследований других палинологов (Мальгина, 1971; Савина, Буренина, 1981; Малаева, 1989а). Расстояния, на которые разносится пыльца древесных пород, сильно варьируют от таксона к таксону (Сладков, 1967) от нескольких сотен метров (*Larix*) до сотен километров: от 250—300 км (*Betula*, *Alnus*) до 500 (*Picea*) и 1000 км (*Pinus*). Тем не менее на территории Монголии содержание древесной пыльцы в поверхностных СПС из лесных ассоциаций превышает 50 % (Малаева, 1989а). В спектрах из степных районов ее содержание менее 50 %, а в сухостепных и пустынных спектрах — около 10 % (Мальгина, 1971). Справедливость подобных заключений подтверждается и палинологическими исследованиями в других регионах (Чупина, 1971; Тарасов, 1992).

Пыльца *Pinus sibirica* Du Tour (subgen. *Haploxylon*) не встречается в поверхностных пробах на северо-востоке Монголии, а пыльца *P. sylvestris* L. (subgen. *Diploxylon*) редка в СПС на западе страны, т. е. за пределами регионов современного распространения данных видов (Савина, Буренина, 1981). Тем не менее пыльца сосны довольно часто присутствует в спектрах, представляющих высокогорные альпийские луга, тундры и кобрезиевники Монгольского Алтая (Малаева, 1989а; Чернова, Дирксен, 1995), куда она попадает в результате заноса восходящими воздушными потоками.

Результаты анализа фоссильных СПС и древесных макроостатков

Уникальный материал, полученный при изучении палинологическим и радиоуглеродным методами колонок донных отложений монгольских озер, предоставляет прекрасную возможность для реконструкции растительного покрова страны с максимума последнего оледенения (рис. 3; см. таблицу). Данные по определению и датированию погребенных остатков древесины пихты, ели, лиственницы и саксаула (Динесман и др., 1989) в точках, расположенных на юго-западе и юге Монголии (рис. 3; см. таблицу), позволяют оценить изменения ареалов этих пород в позднем голоцене, дополнив тем самым картину, полученную по материалам пыльцевого анализа.

Западная Монголия

Одним из районов Западной Монголии, рассматриваемых в статье, является Монгольский Алтай, где наиболее представленными по временнóму охвату и по количеству радиоуглеродных датировок являются пыльцевые диаграммы, построен-

Рис. 4. Спорово-пыльцевая диаграмма колонки отложений озера Хотон-Нур.

Литология: *1* — сапропель; *2* — глина.

ные по результатам анализа донных отложений озер Хотон-Нур, Ачит-Нур и Дунд-Нур.

Оз. Хотон-Нур (точка 1 на рис. 3 и в таблице) образовалось предположительно в максимальную стадию последнего оледенения в результате подпруживания конечноморенными образованиями стока рек Каратыр и Ак-Су (Dorofeyuk et al., 1994b). Озеро, расположенное на высоте 2083 м над ур. м., имеет длину 21.5 км, максимальную ширину 2.3 км и глубину до 58 м. В котловине озера господствуют разнотравно-злаково-типчаковые горные степи, а небольшие лесные массивы, приуроченные в основном к склонам северной или западной экспозиции, играют подчиненную роль (Карта..., 1983; Волкова, 1994). Основной лесообразующей породой является лиственница сибирская, к ней иногда примешиваются кедр и ель. Отдельные экземпляры *Pinus sibirica* и ели встречаются также по речным долинам. Кустарниковые тундры распространены на отметках выше 3000 м.

В 1980 г. в полуизолированном заливе, расположенном в северо-восточной части озера, была пробурена скважина, вскрывшая 9.2-метровую толщу сапропелей и глин (Dorofeyuk et al., 1994b). Анализ пыльцевой диаграммы (рис. 4) позволяет реконструировать изменения растительности в котловине, начиная с максимума последнего оледенения. В пользу такого определения возраста глин, вскрытых в основании скважины, свидетельствует помимо геоморфологических показателей и расчет скоростей седиментации, выполненный с учетом радиоуглеродных датировок. Озерный седиментогенез на абсолютных отметках, превышающих 2000 м, позволяет считать справедливым заключение об ограниченном распространении ледников последнего оледенения в горах Монгольского Алтая (Девяткин, 1993). С конца позднего плейстоцена (18 000—20 000 л. н.) до начала голоцена (9000 л. н.) на абсолютных отметках, превышающих 2000 м, были распространены холодные степи или тундро-степи, о чем свидетельствует господство в СПС пыльцы *Artemisia*, *Chenopodiaceae*, *Poaceae* и кустарниковых форм березы и ольхи. В среднем голоцене (4000—9000 л. н.) ландшафт приобрел облик горной лесостепи за счет расселения лесов из ели, сибирского кедра и лиственницы. Судя по соотношению пыльцы древесных и травянистых таксонов в спектрах (рис. 4) лесные массивы занимали в котловине озера бóльшую площадь, чем в настоящее время. Гораздо более значительным было в них участие ели. Около 4000 л. н. облесенность территории резко сократилась и растительность постепенно приобрела современные черты.

Озеро Ачит-Нур (точка 6 на рис. 3 и в таблице) также характеризуется значительными размерами (площадь 297 км^2, максимальная глубина 5 м), но расположено ниже — на высоте 1435 м над ур. м., к востоку от основных хребтов Монгольского Алтая. Современная растительность в его котловине — опустыненная баглурово-ковыльковая степь, а непосредственно на берегах озера встречаются участки баглуровой пустыни (Карта..., 1979). Небольшие по площади разреженные лиственничники находятся к северо-западу и к северо-востоку от озера на расстоянии 65 км (Карта..., 1983), а ель и сибирский кедр встречаются на расстоянии около 150 км. Описываемая колонка донных отложений была отобрана в западной части озера на глубине 2.75 м (Dorofeyuk et al., 1994a). Основные изменения растительности, имевшие место в позднеледниковье и голоцене, могут быть реконструированы при анализе пыльцевой диаграммы (рис. 5). Сухие и опустыненные степи, близкие по составу к современным, окружали озеро около 11 500—12 500 л. н. Растительность приобрела более засушливый пустынный облик 9000—11 500 л. н. Низкая скорость осадконакопления и наличие песчаного горизонта позволяют предположить перерыв в осадконакоплении между 9000 и 7200 л. н. (Dorofeyuk et al., 1994a). Состав СПС верхней части диаграммы (рис. 5) отражает последовавшее в среднем голоцене распространение в регионе лесов из кедра и лиственницы. Пыльца ели довольно регулярно присутствует в СПС в количествах, не превышающих нескольких процентов, что свидетельствует о ее заносе из районов с более благоприятными условиями. Поздний голоцен характеризуется некоторым снижением доли древесной пыльцы в СПС, отражающим сокращение площади лесов в регионе.

Рис. 5. Спорово-пыльцевая диаграмма колонки отложений озера Ачит-Нур.

Литология: *1* — сапропель, *2* — песок, *3* — глина.

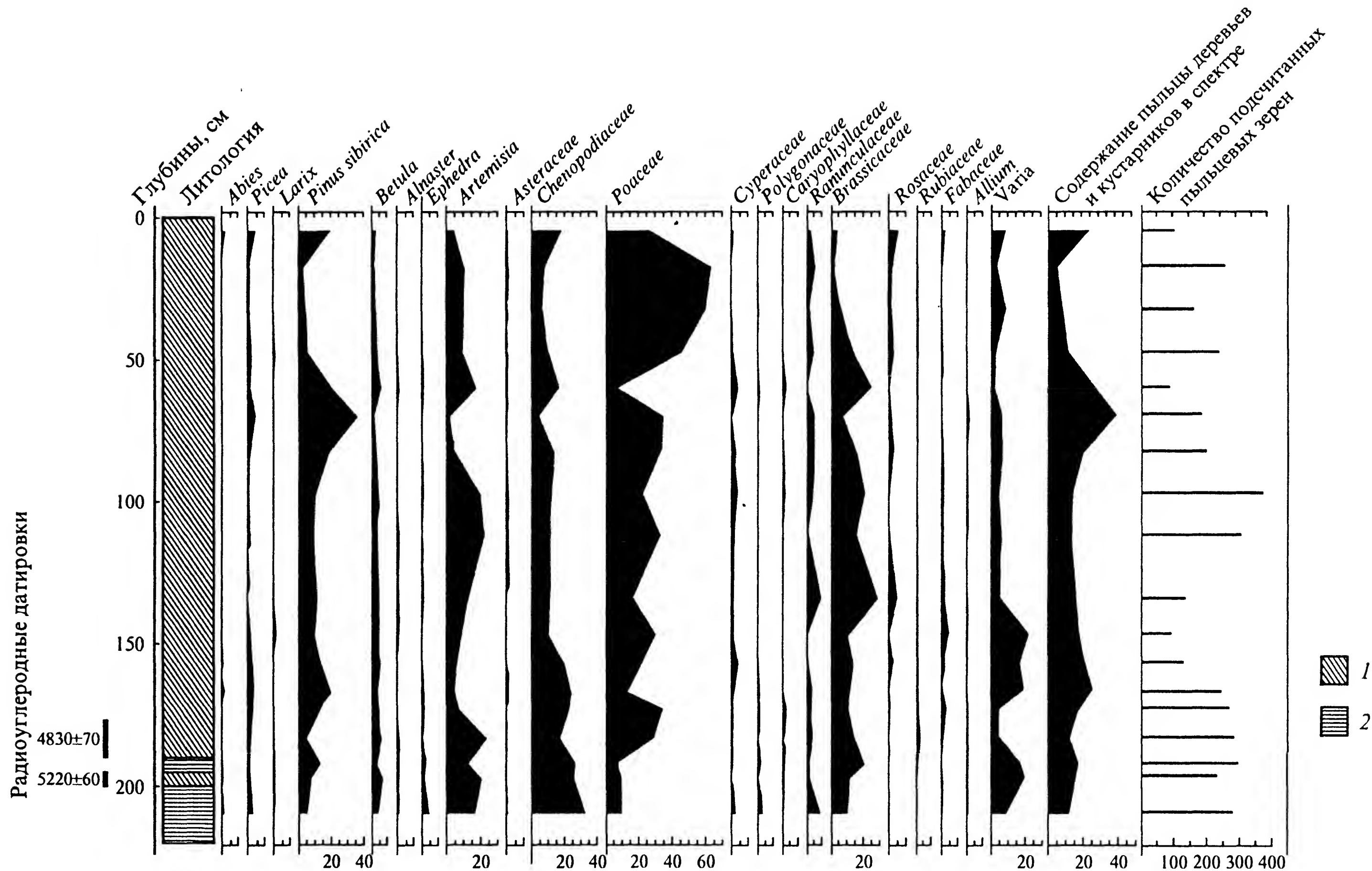


Рис. 6. Спорово-пыльцевая диаграмма колонки отложений озера Дунд-Нур.

Литология: *1* — сапропель, *2* — глина.

Палеоботанические данные (пыльца и остатки древесины) и радиоуглеродные датировки с территории Монголии (по: Gunin et al., 1999)

№ п/п	Название разреза	Северная широта	Восточная долгота	Высота над ур. м.	Количество датировок, ^{14}C	Палеоботанические данные	Литературные источники данных
1	Хотон-Нур*	48°40′	88°18′	2083	6	Пыльца	Gunin et al., 1999
2	Даян-Нур	48°22′	88°50′	2232	2	»	Не опубликованы
3	Данягийн-Хара-Нур	48°37′	88°57′	2493	1	»	» »
4	Толбо-Нур	48°39′	90°05′	2079	1	»	» »
5	Дунд-Нур*	49°30′	89°47′30″	2097	2	»	» »
6	Ачит-Нур*	49°30′	90°36′	1435	4	»	Gunin et al., 1999
7	Хойт-Гол*	50°03′	94°02′	925	3	»	Севастьянов и др., 1993
8	Хара-Ус-Нур	47°55′	92°00′	1156	1	»	Не опубликованы
9	Цаган-Нур	47°39′	97°15′50″	2236	3	»	» »
10	Хух-Нур	47°32′	98°31′	2649	1	»	» »
11	Даба-Нур	48°12′	98°47′40″	2465	6	»	Gunin et al., 1999
12	Худо-Нур	48°08′	99°32′	2061	4	»	Не опубликованы
13	Тэрхийн-Цаган-Нур	48°09′	99°42′	2060	8	»	» »
14	Ширэт-Нур	46°32′	101°49′	2500	3	»	» »
15	Урмийн-Цаган-Нур	48°50′30″	102°56′	1450	2	»	» »
16	Дод-Нур	51°20′	99°23′	1538	2	»	Дорофеюк, Тарасов, 1998
17	Хубсугул*	50°32′	101°10′	1645	2	»	То же
18	Ямант-Нур	49°54′	102°36′	1000	1	»	Gunin et al., 1999
19	Гун-Нур*	50°15′	106°36′	600	7	»	Дорофеюк, Тарасов, 1998
20	Буйр-Нур	47°45′	117°42′	583	3	»	Не опубликованы
21	Баян-Сайр*	45°34′	96°55′	2600	14	Древесина	Динесман и др., 1989
22	Цахир-Халгын-Нуруу	45°26′	97°05′	2800	7	»	То же
23	Уэрт-Ам	45°38′	96°50′	2600	1	»	То же
24	Суджийн-Худук*	42°10′	102°27′	1180	2	»	То же

Примечание. Номера точек в таблице соответствуют номерам на рис. 3. Звездочками отмечены точки, упоминаемые в статье.

Несмотря на усиление позиций лесной растительности на северо-западе Монголии в среднем голоцене, следует иметь в виду, что елово-лиственничные и кедровые таежные леса имели островное распространение. Даже на отметках 1700—2500 м над ур. м., где сочетание увлажнения и термического режима наиболее благоприятно для существования древесной растительности (Савин и др., 1978), ландшафт оставался лесостепным. В пользу такого заключения свидетельствуют данные по озеру Дунд-Нур (точка 5 на рис. 3 и в таблице). Это относительно небольшое (площадь 6 км^2) мелководное озеро расположено на севере Монгольского Алтая в поясе разнотравно-злаковых горных степей на тех же приблизительно абсолютных отметках, что и оз. Хотон-Нур. Отложения этого озера были впервые изучены палинологическим методом в 1972 г. (Виппер и др., 1975). Пыльцевая диаграмма на рис. 6, нижняя часть которой датирована средним голоценом, построена по результатам бурения, проведенного в 1978 г. на глубине воды 1.25 м . В составе спектров пыльца травянистых растений доминирует на протяжении последних 6000 лет, а содержание пыльцы древесных таксонов (главным образом летучей пыльцы кедра) колеблется вокруг современных значений. Такой состав спектров позволяет говорить о том, что в растительном покрове в бассейне озера безлесные (степные, тундровые) ландшафты доминировали в среднем—позднем голоцене. Основными лесообразователями, как и в настоящее время, были лиственница и кедр, а ель играла явно незначительную роль.

Юго-Западная Монголия (Гобийский Алтай)

Палеоботанические данные из южных районов Монголии крайне немногочисленны, что ограничивает возможности реконструкции растительного покрова. Л. В. Динесману с соавт. (1989) удалось обнаружить многочисленные остатки древесины в степном урочище Баян-Сайр в горах Гобийского Алтая. В небольшую депрессию они были снесены с окружающих склонов и затем оказались погребенными под толщей рыхлых отложений и торфа. Всего было собрано 160 макроостатков, среди которых 18 принадлежали пихте, 35 — ели, 19 — сибирскому кедру и 88 — лиственнице.

Пихта *Abies sibirica* Ledeb. является наиболее требовательной к условиям увлажнения, температурному режиму и плодородию почвы древесной породой Монголии. В настоящее время пихта встречается в горных таежных лесах, где доминируют сибирский кедр, ель и реже — лиственница (Савин и др., 1978). Современный ареал пихты в Монголии очень ограничен (рис. 7, *а*). Остатки погребенной древесины пихты обнаружены в степном урочище Баян-Сайр (рис. 7, *а*) на расстоянии примерно 600 км к югу от места современного произрастания пихты в Монголии. Возраст образцов древесины пихты, датированных радиоуглеродным методом, оказался заключенным в пределах от 4113 ± 183 до 3530 ± 123 л. н.

Ель *Picea obovata* Ledeb. также отличается повышенной требовательностью к условиям увлажнения и термическому режиму, хотя она выдерживает более суровые условия, чем пихта. В настоящее время ель произрастает на территории Монголии (Савин и др., 1978) в основном к северу от 48° с. ш. (рис. 7, *б*). На западном склоне Хэнтэя она даже доминирует в составе лесной растительности, но в большинстве случаев встречается лишь в виде примеси в кедровых, кедрово-лиственничных или пойменных лесах (Савин и др., 1978). Присутствие погребенной древесины ели в урочище Баян-Сайр на расстоянии около 450 км к югу от ее ближайшего местообитания (рис. 7, *б*) свидетельствует о значительном расширении в прошлом ареала ели на территории Монголии. Возраст образцов древесины находится в интервале от 4358 ± 171 до 3815 ± 243 л. н.

Лиственница *Larix sibirica* Ledeb. — наиболее широко распространенная и наиболее требовательная древесная порода Монголии. Она образует светлые монодоминантные леса и редколесья либо встречается совместно с другими древесными породами и занимает 82 % площадей, покрытых лесом. Отдельные деревья могут

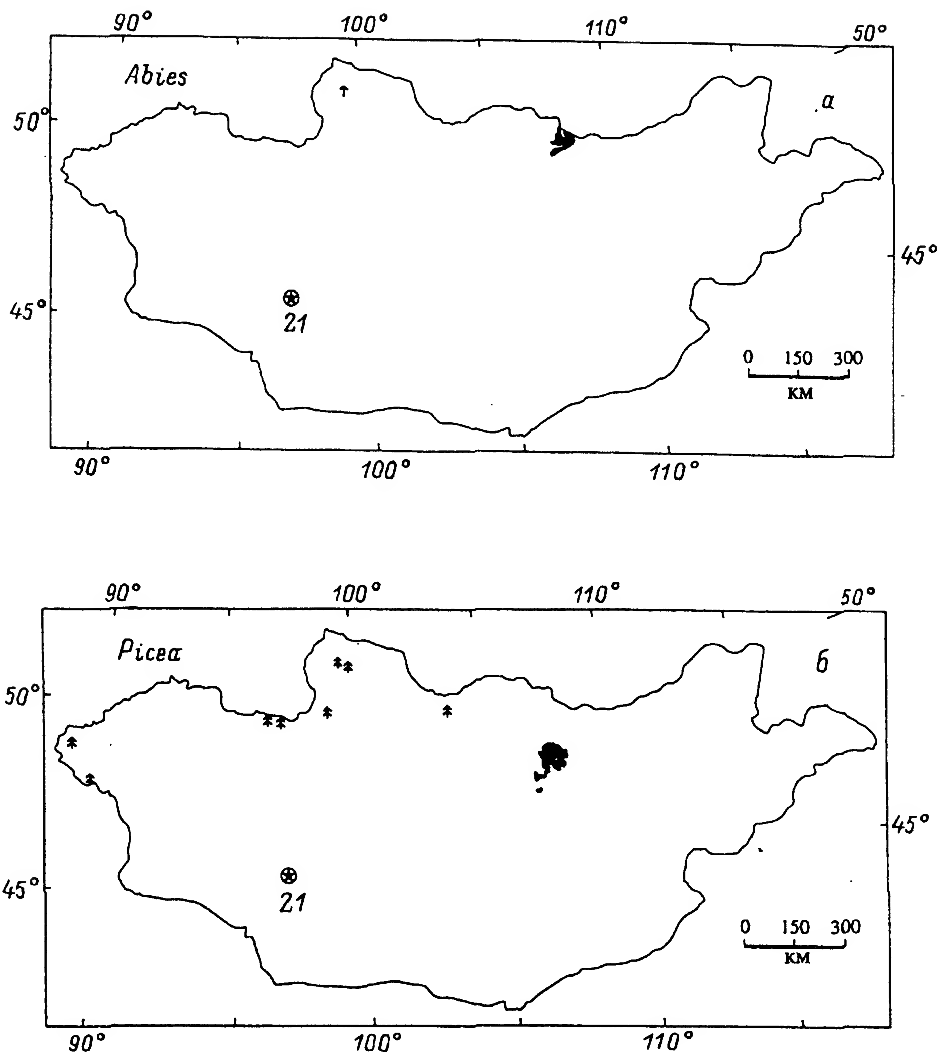
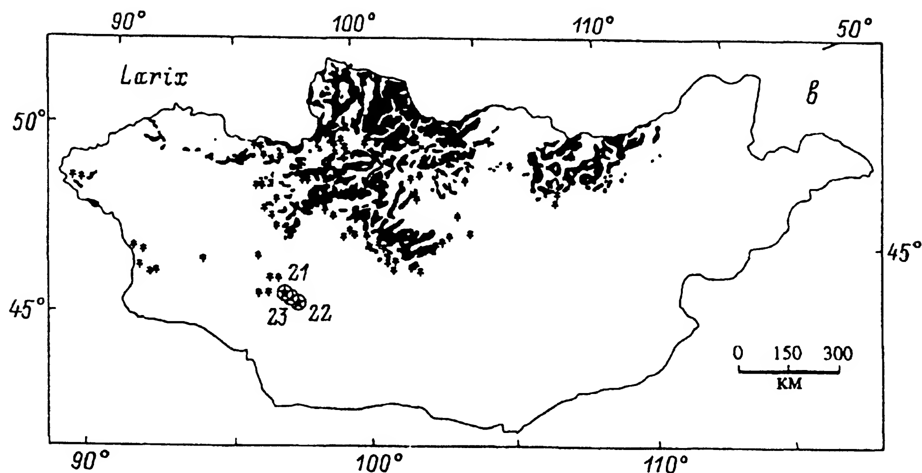


Рис. 7. Современное распространение и точки нахождения погребенной древесины пихты (*а*), ели (*б*), лиственницы (*в*) и саксаула (*г*) на территории Монголии.

Черным цветом показан основной ареал, значками — изолированные местообитания. Номер точки отбора древесины соответствует таковому в таблице и на рис. 3.

проникать глубоко в пределы степи и высокогорные тундры. Границы современного ареала лиственницы в Монголии (рис. 7, *в*) расположены значительно южнее и восточнее ареалов других хвойных пород. В Гобийском Алтае помимо уже упоминавшегося Баян-Сайра описаны еще 2 расположенные неподалеку точки, где обнаружены погребенные пни лиственницы (Динесман и др., 1989). Радиоуглеродные датировки свидетельствуют о том, что лиственница росла в урочище Баян-Сайр вместе с елью и пихтой (дата 3855 ± 168 л. н.), но исчезла значительно позднее (дата 2797 ± 125 л. н.). Данные по другим точкам (рис. 7, *в*) подтверждают, что лиственничники играли существенную роль в Гобийском Алтае в период между 4165 ± 219 и 2171 ± 92 л. н. В настоящее время ни в одной из 3 точек, где обнаружены погребенные остатки древесины, лиственницы нет. Единичные угнетенные экземпляры лиственницы и березы сохранились лишь к северу от них (рис. 7, *в*).



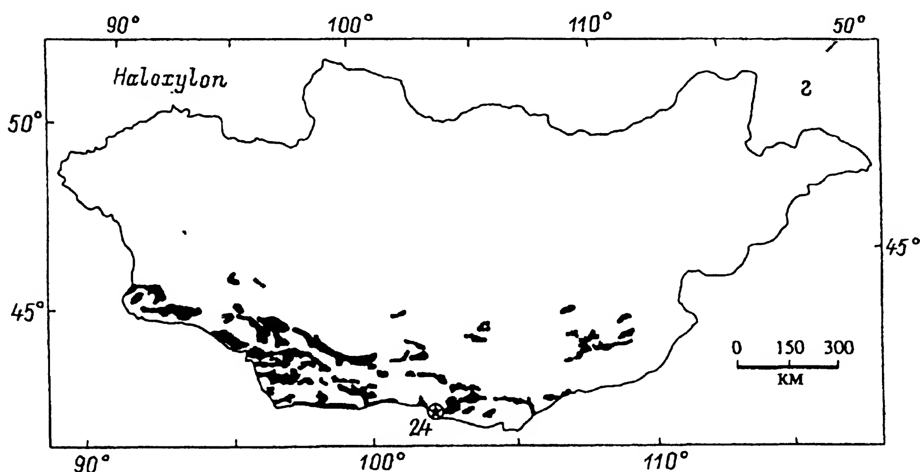


Рис. 7 (*продолжение*).

Южная Монголия (Алашаньская Гоби)

Обширные выровненные плато на юге Монголии заняты пустынной растительностью, главным образом солянково-нитрариевыми сообществами. В замкнутых понижениях с засоленными, глинистыми или песчаными почвами ведущую роль играет саксаул *Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey) Bunge. Он представляет собой кустарник или небольшое дерево высотой 0.7—3.0 м и отличается значительной устойчивостью к высоким температурам и недостатку влаги (Рачковская, 1993). На более высоких отметках с нарушенными каменистыми грунтами саксаул встречается в ассоциации с другим кустарником — *Sympegma regelii* Bunge (Байтулин и др., 1993). Поблизости от колодца Суджийн-Худук при раскопках инженерного средневекового сооружения, протянувшегося на значительное расстояние в пустыне Гоби и

известного под названием «Вал Чингиз-Хана», были обнаружены многочисленные ветки и стволы саксаула (Динесман и др., 1989) и других пустынных кустарников — караганы и симпегмы, использованные при строительстве вала. Одна из веток саксаула была датирована 548 ± 78 л. н. Сравнение современного ареала саксаула (рис. 7, *г*) с местонахождением остатков саксаула и других пустынных кустарников объективно указывает на то, что около 500 л. н. состав пустынной растительности на самом юге Монголии был близким к современному.

Заключение

Анализ пыльцевых диаграмм колонок донных отложений озер из центральных районов Монголии (Gunin et al., 1999) свидетельствует о том, что содержание древесной пыльцы в спектрах достигало максимума в среднем голоцене (4000—8000 л. н.), тем не менее распространение древесной растительности в регионе не было столь значительным, чтобы изменить доминирующую роль степных ценозов. Снижение уровня облесенности, сокращение ареалов распространения темнохвойных пород и некоторое усиление процессов опустынивания, проявившееся после 4000 л. н., связано с аридизацией климата Монголии в начале позднего голоцена. Растительность последних 2000 лет была близка к современной, что предполагает довольно стабильные климатические условия. Савина с соавт. (1981) считают, однако, что пожары, вырубка лесов и выпас домашних животных были причиной значительного сокращения площадей, покрытых лесом, в последние несколько столетий. Анализ пыльцевых диаграмм (рис. 4—6) не подтверждает этого. На некоторых из них даже отмечается рост содержания пыльцы деревьев. По архивным материалам, сведение лесов в наиболее густонаселенных районах Монголии стало заметным лишь в конце прошлого века (Hilbig, 1995). До этого времени основными факторами, определяющими изменения растительности, следует считать природные причины, в частности изменения климата.

Обобщение палинологических данных по Китаю (Winkler, Wang, 1993) показало, что 9000—18 000 л. н. сухая степь занимала значительно бóльшую территорию к югу от монгольской границы, чем в настоящее время, что связывается со слабостью летнего муссона и низкими зимними температурами. В Северо-Восточном Китае реконструированные по биологическим данным температуры позднеледниковья были на 8—10 °С ниже современных (Winkler, Wang, 1993). Вызванные астрономическими факторами циклические изменения инсоляции и связанные с этим изменения климата не могут быть причинами кратковременных эпизодов в развитии растительности, таких, например, как усиление позиций древесной растительности 10 000 л. н. в окрестностях разрезов Хойт-Гол (Севастьянов и др., 1993) и Гун-Нур (Дорофеюк, Тарасов, 1998) на севере Монголии (см. таблицу). Обе точки расположены на небольших абсолютных отметках, вблизи рек. В настоящее время леса, образованные хвойными и лиственными породами и растущие в долинах рек («урема»), — довольно обычное явление на севере Монголии. Возможно, что на рубеже позднего плейстоцена и голоцена сочетание высоких летних температур и локальных источников влаги (например, из-за таяния мерзлоты) оказалось оптимальным для появления лесной растительности в долинах, тогда как водораздельные пространства были покрыты степью. В Северном Китае, в окрестностях Пекина, по данным анализа остракод, реконструированы многочисленные пресноводные озерки-блюдца, появившиеся где-то между 8000 и 12 000 л. н. и образовавшиеся в результате таяния мерзлоты (Winkler, Wang, 1993).

Расширение площади лесов и усиление позиций темнохвойных пород 4000—8000 л. н. отражает увеличение увлажненности климата. Изучение погребенных почв на востоке Монголии позволило установить (Динесман и др., 1989) существование влажных луговых степей на месте современных сухих степей еще 4700—6150 л. н. Материалы по Китаю (Winkler, Wang, 1993) свидетельствуют о том, что 6000 л. н.

лесная и лесостепная растительность доминировала к северу от 42° с. ш., там, где сейчас распространена степь. Реконструкция климата Восточного Китая по палинологическим данным (Yu, Qin, 1997) показала, что 5000—8000 л. н. годовые суммы осадков превышали современные на 10—280 мм, что связано с усилением и продвижением к северу зоны действия летнего муссона.

Реконструкции по Китаю, основанные на палинологических данных и уровнях озер, отражают существование более засушливых условий в регионах, расположенных к югу от Монголии, около 3000 л. н. Снижение увлажненности Центральной Азии в позднем голоцене объясняется постепенным ослаблением муссонной циркуляции, вызванным направленным уменьшением инсоляционных аномалий (Winkler, Wang, 1993; Harrison et al., 1996).

Состав и обилие остатков погребенной древесины в урочище Баян-Сайр не оставляют сомнений в том, что лесная растительность таежного типа существовала в указанном районе еще около 3500—4500 л. н. О том, что леса занимали заметные площади в Гобийском Алтае, где в настоящее время доминируют степные ценозы, косвенно свидетельствует обломок рога марала, обнаруженный в совместном залегании с древесными остатками (Динесман и др., 1989). Участие в составе лесной растительности пихты и ели — пород, встречающихся сегодня лишь на очень небольшой площади на севере Монголии, свидетельствует о том, что климат на юге страны был значительно влажнее современного. Исчезновение темнохвойных влаголюбивых пород в Баян-Сайре около 3800—3500 л. н. предполагает известное снижение увлажненности в это время. Однако присутствие на Гобийском Алтае лиственничных редколесий в 3 местообитаниях, где лиственница отсутствует сейчас, позволяет утверждать, что климат был влажнее по крайней мере до 2000—2500 л. н. Судя по тому, что при палинологическом анализе слоя торфа, накопившегося в Баян-Сайре за последние 2500 лет (Динесман и др., 1989), пыльца деревьев обнаружена лишь спорадически, растительность и климат в это время напоминали современные. О том, что климатические условия на юге Монголии около 500 л. н. были близки к современным, может свидетельствовать присутствие большого количества веток пустынных кустарников (саксаул, симпегма) в «Вале Чингиз-Хана», обнаруженном в пустыне Гоби, где указанные растения доминируют и сегодня.

С большой долей вероятности можно утверждать, что для появления в Баян-Сайре ели необходимо увеличение количества осадков минимум на 100 мм/год, пихты — на 150.

Полученные результаты хорошо согласуются с данными, полученными в регионах, расположенных к югу и к северу от Баян-Сайра. Так, в районе оз. Хотон-Нур в Монгольском Алтае таежные леса с участием ели, кедра и лиственницы доминировали в растительном покрове на протяжении всего среднего голоцена и уступили ведущие позиции степным ассоциациям лишь после 4000 л. н. В Убсунурской котловине процессы опустынивания заметно активизировались 3000—3500 л. н. (Gunin et al., 1999). На это указывают пыльцевые данные по разрезу Хойт-Гол (Севастьянов и др., 1993). Скважина, пробуренная на мелководном участке Хатгальского залива оз. Хубсугул (Дорофеюк, Тарасов, 1998), вскрыла прослой торфа, датированный 3910 ± 60 л. н. Смена озерных условий болотными свидетельствует о понижении уровня озера и аридизации климата около 4000 л. н.

Палинологические исследования у моста Рэд Мэй (2516 м над ур. м.) в Северо-Восточном Китае показали, что в пыльцевых спектрах 7320 ± 200 л. н. абсолютно доминировала пыльца ели, а 3950 ± 150 л. н. — пыльца эфедры и полыни (Winkler, Wang, 1993). В настоящее время еловые леса в регионе отсутствуют, а отдельные экземпляры ели встречаются лишь на более низких абсолютных отметках в долине р. Урумчи.

Наши реконструкции свидетельствуют о том, что растительность стала близка к современной уже около 2000 л. н. и оставалась таковой без сколько-нибудь существенных изменений до настоящего времени.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Байтулин И. О., Баясгалан Д., Буян-Орших Х. и др. Фитоэкологические исследования в Южной Гоби. Алматы. 1993. 164 с.

Виппер П. Б., Дорофеюк Н. И., Соколовская В. Т. История формирования озера Дунд-Нур и динамика растительного покрова Монгольского Алтая в голоцене // История озер и внутренних морей аридной зоны: Тез. докл. IV Всесоюз. симпоз. по истории озер. Л., 1975. Т. 4. С. 114—119.

Виппер П. Б., Дорофеюк Н. И., Метельцева Е. П. и др. Опыт реконструкции растительности Западной и Центральной Монголии в голоцене на основе изучения донных отложений пресных озер // Структура и динамика основных экосистем Монгольской Народной Республики. Л., 1976. С. 35—59.

Виппер П. Б., Дорофеюк Н. И., Лийва А. и др. Палеогеография голоцена и верхнего плейстоцена Центральной Монголии // Изв. АН ЭССР. 1981. Т. 30. № 1. С. 74—82.

Виппер П. Б., Дорофеюк Н. И., Метельцева Е. П., Соколовская В. Т. Ландшафтно-климатические изменения в Центральной Монголии в голоцене // Палеоклиматы позднеледниковья и голоцена. М., 1989. С. 160—167.

Волкова Е. А. Ботаническая география Монгольского и Гобийского Алтая. СПб., 1994. 131 с.

Голубева Л. В. Растительность Северо-Восточной Монголии. в плейстоцене и голоцене // Структура и динамика основных экосистем Монгольской Народной Республики. Л., 1976. С. 59—72.

Голубева Л. В. Растительность Северной Монголии в плейстоцене и голоцене (бассейна рек Селенги и Орхона) // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1978. № 3. С. 68—81.

Гравис Г. Ф., Лисун А. М. Ритмостратиграфия четвертичных отложений Монголии по палинологическим данным и история развития многолетнемерзлых горных почв // Геокриологические условия МНР. М., 1974. С. 148—186.

Девяткин Е. В. Меридиональный анализ экосистем плейстоцена Азии (основные проблемы) // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 1993. Т. 1. № 4. С. 77—83.

Динесман Л. Г., Киселева Н. К., Князев А. В. История степных экосистем Монгольской Народной Республики. М., 1989. 215 с.

Дорофеюк Н. И., Тарасов П. Е. Растительность и уровни озер севера Монголии за последние 12 500 лет, по данным палинологического и диатомового анализов // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 1998. Т. 6. № 1. С. 73—87.

Карта лесов Монгольской Народной Республики. Масштаб 1 : 1 500 000 / Под ред. акад. Е. М. Лавренко. М., 1983. 2 л.

Карта растительности МНР. Масштаб 1 : 1 500 000. М., 1979. 6 л.

Малаева Е. М. Региональные особенности распределения пыльцы в современном аллювии. Методические аспекты палеоботанических реконструкций // Поздний кайнозой Монголии. М., 1989а. С. 24—40.

Малаева Е. М. История растительности Монголии в плейстоцене и голоцене и палеоиндикационные признаки ископаемых пыльцевых флор // Там же. 1989б. С. 158—177.

Мальгина Е. А. Результаты спорово-пыльцевого анализа проб с поверхности почвы из Центральной Монголии // Палинология голоцена. М., 1971. С. 239—257.

Метельцева Е. П. Субрецентные и субфоссильные пыльцевые спектры МНР как основа для реконструкции степных и лесостепных ландшафтов прошлого // Палинологические исследования для стратиграфии. Тюмень, 1983. С. 132—137.

Национальный атлас. Монгольская Народная Республика. Улан-Батор; М., 1990. 144 с.

Рачковская Е. И. Растительность гобийских пустынь Монголии. СПб., 1993. 135 с.

Савин Е. Н., Огородников А. В., Семечкин И. В. и др. Леса Монгольской Народной Республики. М., 1978. 127 с.

Савина Л. Н., Буренина Т. А. Сохранность пыльцы лиственницы в лесных почвах и отражение состава лиственничных лесов Монголии в рецентных спектрах // Палеоботанические исследования в лесах Северной Азии. Новосибирск, 1981. С. 62—83.

Савина Л. Н., Коротков И. А., Огородников А. В. и др. Тенденция развития лесной растительности Монгольской Народной Республики (по данным спорово-пыльцевого анализа лесных почв) // Там же. 1981. С. 83—158.

Севастьянов Д. В., Селиверстов Ю. П., Чернова Г. М. К истории развития ландшафтов Убсунурской котловины // Вестн. СПбГУ. Сер. 7. 1993. Вып. 4. № 28. С. 71—81.

Сладков А. Н. Введение в спорово-пыльцевой анализ. М., 1967. 270 с.

Тарасов П. Е. Палеогеография степной зоны Северного и Центрального Казахстана в голоцене: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. М., 1992. 25 с.

Чернова Г. М., Дирксен В. Г. Особенности формирования субрецентных спорово-пыльцевых спектров в долине р. Хойт-Турген-Гол (Монголия) // Вестн. СПбГУ. Сер. 7. 1995. Вып. 2. № 14. С. 69—81.

Чупина Л. Н. Пыльца древесных пород в современных спорово-пыльцевых спектрах Средней Азии и Казахстана // Палинология голоцена. М., 1971. С. 227—238.

Шилова Г. Н. К методике интерпретации спорово-пыльцевых спектров в горных районах Монголии // Проблемы современной палинологии. Новосибирск, 1984. С. 48—66.

Dorofeyuk N. I., Tarasov P. E., Harrison S. P. Achit-Nur Lake, Mongolia // Lake status records from the former Soviet Union and Mongolia: data base documentation. World Data Center — A For Paleoclimatology NOAA Paleoclimatology Program: Paleoclimatology Publications Series Report N 2. Boulder, Colorado USA, 1994a. P. 195—197.

Dorofeyuk N. I., Tarasov P. E., Harrison S. P. Hoton-Nur Lake, Mongolia // Там же. 1994b. P. 205—207.

Gunin P. D., Vostokova E. A., Dorofeyuk N. I. et al. Vegetation dynamics of Mongolia. Dordrecht, 1999. 234 p.

Harrison S. P., Yu G., Tarasov P. E. Late Quaternary lake-level record from Northern Eurasia // Quaternary Research. 1996. N 45. P. 138—159.

Hilbig W. The vegetation of Mongolia. Amsterdam, The Netherlands, 1995. 253 p.

Tarasov P. E., Peyron O., Guiot J. et al. Last Glacial Maximum climate of the former Soviet Union and Mongolia reconstructed from pollen and plant macrofossil data // Climate Dynamics. 1999. N 15. P. 227—240.

Tarasov P. E., Webb III T., Andreev A. A. et al. Present-day and mid-Holocene biomes reconstructed from pollen and plant macrofossil data from the former Soviet Union and Mongolia // J. Biogeography. 1998. N 25. P. 1029—1053.

Winkler M. G., Wang P. K. The Late Quaternary vegetation and climate of China // Global climates since the Last Glacial Maximum, Minneapolis, 1993. P. 265—293.

Yu G., Qin B. Holocene temperature and precipitation reconstructions and monsoonal climates in eastern China using pollen data // Paleoclimates. 1997. N 2. P. 1—32.

Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН
Москва
E-mail: pgunin@glas.apc.org

Получено 18 V 1999

SUMMARY

Pollen records from 3 freshwater lakes situated in the forest-steppe zone in north-western Mongolia suggest that from 18 000—20 000 yr B. P. to 9000 yr B. P. treeless vegetation with the dominance of steppe (*Artemisia*, *Chenopodiaceae*, *Poaceae*) and tundra (*Cyperaceae*, shrub-like forms of *Betula* and *Alnus*) taxa covered the area above 2000 m. The driest phase most probably occurred 9000—10 000 yr B. P. Vegetation changed rapidly between 9000 and 8000 yr B. P. in response to the climate warming and wetting. In the middle Holocene (4000—8000 yr B. P.) patchy forests dominated by *Larix*, *Picea* and *Pinus sibirica* were characteristic feature of vegetation in the Mongolian Altai at 1700—2500 m a. s. l. All those taxa and *Abies* grew together in the Gobi Altai up to 3800 yr B. P. evidenced by the radiocarbon dated plant macroffossils. Pollen and macrofossil records suggest that forest vegetation covered larger area in the Mongolian Altai and in the Gobi Altai during the middle Holocene as compared to today. Southern limit of boreal evergreen coniferous trees was situated much farther to the south from the areas where boreal forests (taiga) in Mongolia grow today. *Picea* and *Abies* disappeared from the site in the Gobi Altai between 4000 and 3500 yr B. P. at the same time when the frequency of *Picea* pollen sharply reduced in the Hoton-Nur record from the Mongolian Altai, suggesting that regional climate became drier than earlier. Vegetation of Western and Southern Mongolia became similar to modern vegetation during the Late Holocene.

УДК 581.9 + 581.53(510)

© Е. И. Рачковская

О БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ В ЮЖНОЙ ГОБИ (КИТАЙ)

E. I. RACHKOVSKAYA. ON BOTANICAL-GEOGRAPHYCAL INVESTIGATIONS IN SOUTTHERN GOBY (CHINA)

Представлены результаты комплексных почвенно-ботанических исследований в восточной части центральноазиатских теплоумеренных пустынь Китая. Приведены закономерности распределения на профилях редких эндемичных сообществ из *Tetraena mongolica* и *Potaninia mongolica*, дана их фитоценотическая характеристика. Обсужден вопрос о положении пустынных сообществ, образованных древнеаридными видами, в классификационной системе пустынного внетропического типа растительности Азии. Определено место изученного региона в ботанико-географическом делении пустынной Азии. Особое внимание обращено на различия в растительном покрове теплоумеренных и холодноумеренных пустынь.

Ключевые слова: центральноазиатские пустыни, эндемичные сообщества, ботанико-географическое районирование.

Вклад Е. М. Лавренко в ботаническую географию Центральной Азии неоценим и общепризнан. Им написана монография по ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки (Лавренко, 1962), создано ботанико-географическое районирование Сахаро-Гобийской пустынной области (Лавренко, 1965), написана серия статей о растительном покрове пустынь Монголии (Лавренко, 1957, 1978). Кроме того, он совершил поездки в аридные регионы Китая и опубликовал свои наблюдения, а главное — конкретные геоботанические описания растительности, выполненные с позиций геоботанической школы, господствующей на территории СНГ (Лавренко, 1959, 1966). Эти небольшие по объему статьи имеют и по сей день огромную ценность для целей уточнения ботанико-географических рубежей и обобщающего мелкомасштабного картографирования растительности, так как позволяют сопоставить конкретные данные по растительности пустынного Китая (южная часть гобийских пустынь) с материалами, полученными в Монголии (северная часть гобийских пустынь) и других аридных регионах Азии.

В связи с последним мы также позволили себе представить некоторые данные, полученные нами во время экспедиционной поездки в пустынные районы Китая, редко посещаемые ботаниками России и Казахстана.

Согласно договору о научном сотрудничестве между Академией наук КНР и Академией наук Республики Казахстан казахстанские ученые (ботаники И. О. Байтулин и Е. И. Рачковская, почвовед Ю. Г. Евстифеев) приняли участие в изучении пустынь КНР. Экспедиционные исследования были организованы ботаниками из Университета Внутренней Монголии (г. Хух-Хото) Лю Зонгли и Иун Шипеном при поддержке Национального фонда естественных наук Китая (г. Пекин) в период с 22 сентября по 6 октября 1992 г.

Маршрут экспедиции прошел от г. Хух-Хото до г. Ланьчжоу и охватил следующие регионы: горы Иньшань и их предгорные равнины, плато Ордос, горы Арбисо (Алабусушань), Алашаньские пустыни (песчаный массив Тэнгри) и юго-западную окраину Лёссового плато, а также предгорья хребта Наньшань.

Во время маршрута нами были заложены экологические профили, описаны почвенные разрезы, исследованы состав и структура сообществ как в надземной, так и в подземной частях.

Результаты наших наблюдений в северогобийских холодноумеренных полупустынях (предгорья хребта Иньшань) опубликованы (Байтулин и др., 1993). В данной работе мы приводим конкретные данные полевых исследований, собранные в южногобийских теплоумеренных пустынях в западной части плато Ордос на границе с Алашаньской Гоби.

Нами описан почвенно-растительный покров 2 участков. Один из них расположен по правому высокому берегу р. Хуанхэ на высоте 1050 м над ур. м. (в 17 км к югу от моста через р. Хуанхэ, вблизи г. Линьхуа). Территория представляет собой полого-увалистую равнину, расчлененную глубокими сухими руслами с обрывистыми берегами. На водоразделах и их склонах господствуют сложнокустарниковые полидоминантные многовидовые сообщества. Наибольшую роль в их составе играет *Potaninia mongolica* Maxim. — древний пустынный восточногобийский кустарничек, доминирующий на супесчаных и связнопесчаных почвах, незасоленных или малозасоленных. Обилие сопутствующих кустарников меняется в зависимости от механического состава почв (рис. 1, *1*, *2*, *3*). Наибольшие площади на водоразделах занимают парнолистниково-тетреново-караганово-потаниниевые сообщества (Potaninia mongolica + Caragana brachypoda + Tetraena mongolica + Zygophyllum xanthoxylon). Обилие и проективное покрытие основных доминант следующее: *Potaninia mongolica* (cop_1; 10 %), *Caragana brachypoda* (sp-cop_1; 10 %), *Tetraena mongolica* (sp; 5 %), *Zygophyllum xanthoxylon* (sol-sp; 3 %). Кроме того, в этом сообществе встречаются *Oxytropis aciphylla* (sol-sp; 1—2 %), *Reaumuria trigyna* (sol-sp; 1 %), *Artemisia xerophytica*, *Olgaea leucophylla*, *Allium mongolicum* (sol-sp; 1 %). В сообществе обильны многолетние злаки — *Stipa glareosa*, *Cleistogenes songorica* (sol-sp; 1 %) и очень характерны летне-осенние однолетники — *Artemisia scoparia*, *Bassia dasyphylla*, *Salsola collina*, *Eragrostis minor*, *Micropeplis arachnoidea*. Почвы красновато-палево-бурые, теплоумеренные, рыхлопесчаные, слабодифференцированные (Почвенный..., 1984). По мнению почвоведа Ю. Г. Евстифеева, существенным отличием теплоумеренных палево-бурых почв от их северных аналогов является наличие красноватого горизонта «В».

По бортам русел встречаются вьюнковые (*Convolvulus fruticosus*) сообщества (рис. 1, *4—5*), на песчаных террасах — разреженные поселения *Ammopiptanthus mongolicus* (рис. 1, *7*). Пустынные сообщества данного региона в отличие от северогобийских пустынь характеризуются высоким общим проективным покрытием (20—40 %), наличием видов, относящихся к разным феноритмотипам, а также сложной структурой (надземная и подземная ярусность). Ризологические исследования показывают возможность использования в данном местообитании как поверхностных, так и более глубинных источников влаги атмосферного питания (главным образом за счет внутрипочвенной конденсации влаги). По данным И. О. Байтулина (Байтулин и др., 1993), корневые системы проникают на глубину 170—225 см.

Второй профиль заложен в системе гор Арбисо в 9 км к югу от г. Ухэ на слабопологонаклонной межгорной равнине, рассеченной редкими сухими руслами. Наибольшие площади занимают разнообразные сообщества эндемичных тетреновых пустынь (рис. 2, *2*, *3*).

Tetraena mongolica Maxim. — древний реликтовый кустарничек с узколокальным ареалом. Карта ареала, составленная Young-Schipeng (1985), показывает, что этот вид распространен в западной части плато Ордос — в районе гор Арбисо и на прилегающих к ним высоких террасах р. Хуанхэ. По нашим наблюдениям, *T. mongolica* приурочен к почвам легкого механического состава: щебнистым, каменистым, связнопесчаным, супесчаным. В отечественной литературе первые сведения о сообществах с участием тетрены приведены М. П. Петровым (1966). На исследованном нами участке господствуют злаково-многолетнесолянково-тетреновые сообщества (Tetraena mongolica + Salsola passerina + Reaumuria songarica + Cleistogenes songorica

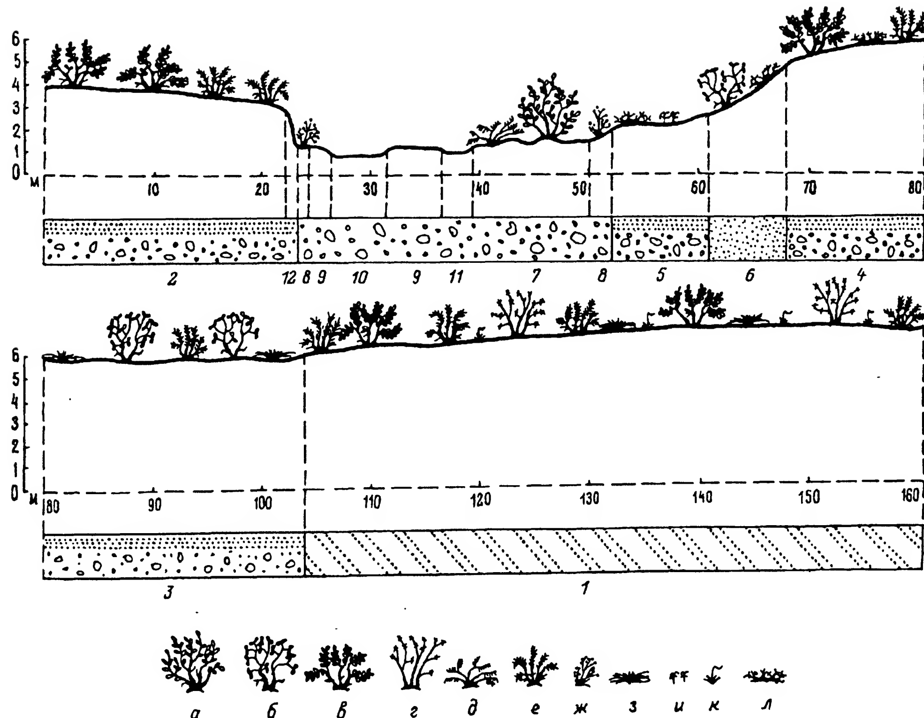


Рис. 1. Распределение почвенно-растительного покрова по профилю на высоком коренном берегу р. Хуанхэ.

1 — сложнокустарниковое (тетреново-парнолистниково-караганово-потаниниевое) сообщество (*Potaninia mongolica, Caragana brachypoda, Zygophyllum xanthoxylon, Tetraena mongolica*) на палево-бурых (красноватых) слабодифференцированных пылевато-песчаных почвах высоких водоразделов, сформированных на мощной толще древнеаллювиальных песчаных отложений; *2* — тетреново-потаниниевое сообщество (*Potaninia mongolica, Tetraena mongolica*) на палево-бурых (красноватых) слабодифференцированных пылевато-песчаных почвах низких водоразделов, подстилаемых дресвяно-галечниковыми отложениями с прослоями крупного песка; *3* — парнолистниково-потаниниевое сообщество (*Potaninia mongolica, Zygophyllum xanthoxylon*) на палево-бурых (красноватых) слабодифференцированных пылевато-песчаных слабоэродированных почвах склонов низких водоразделов, подстилаемых дресвяно-галечниковыми с прослоями крупного песка отложениями; *4* — вьюнковое сообщество (*Convolvulus fruticosus*) с *Tetraena mongolica* на палево-бурых слабодифференцированных пылевато-песчаных почвах с навеянным песчаным чехлом в нижней части склонов низких водоразделов, подстилаемых дресвяно-галечниковыми отложениями с прослоями крупного песка; *5* — разреженное вьюнковое сообщество (*Convolvulus fruticosus*); *6* — единичные поселения кустарников (*Zygophyllum xanthoxylon, Convolvulus fruticosus*) на мощных навеянных песчаных образованиях; *7* — поселения кустарников и кустарничков (*Ammopiptanthus mongolicus, Nitraria tangutorum, Tetraena mongolica, Reaumuria songarica*) на маломощных аллювиальных песчаных наносах, близко подстилаемых дресвяно-галечниковыми отложениями с прослоями крупного песка; *8* — однолетнеполынное сообщество (*Artemisia scoparia*) на маломощных аллювиальных наносах в прибортовой части русла; *9* — однолетнесолянковое сообщество (*Salsola collina, Bassia dasyphylla*) по песчано-галечниковым отмелям в пределах русла; *10* — песчано-галечниковое русло; *11* — песчано-галечниковое русло, занесенное песком; *12* — обрывистый склон низкого водораздела. *а* — *Ammopiptanthus mongolicus*, *б* — *Zygophyllum xanthoxylon*, *в* — *Tetraena mongolica*, г — *Caragana brachypoda*, *д* — *Nitraria sibirica*, *е* — *Potaninia mongolica*, *ж* — *Artemisia scoparia*, *з* — *Cleistogenes songorica*, *и* — однолетники (*Bassia dasyphylla*), *к* — *Stipa glareosa*, *л* — *Convolvulus fruticosus*.

+ Stipa glareosa). Доминирует *Tetraena mongolica* (cop$_1$; 40 %); почти в равном обилии в качестве содоминантов выступают многолетние солянки *Salsola passerina* (sp; 5 %) и *Reaumuria songarica* (sp; 4 %), из многолетних злаков участвуют *Cleistogenes songorica* (sp; 1 %), *Stipa glareosa* (sol-sp; 1 %), а также однолетний злак *Enneapogon borealis*. Характерным видом таких сообществ является гемипсаммофит *Caragana brachypoda* (sol-sp; 1 %). Почвы этого участка отличаются повышенной каменистостью, подстиланием валунно-галечниковыми отложениями. В профиле почв по морфологическим признакам прослеживается остаточная солонцеватость.

На каменистых террасах преобладают петрофитные варианты ковыльково-вьюнково-тетреновых пустынь (Tetraena mongolica + Convolvulus tragacanthoides + Stipa

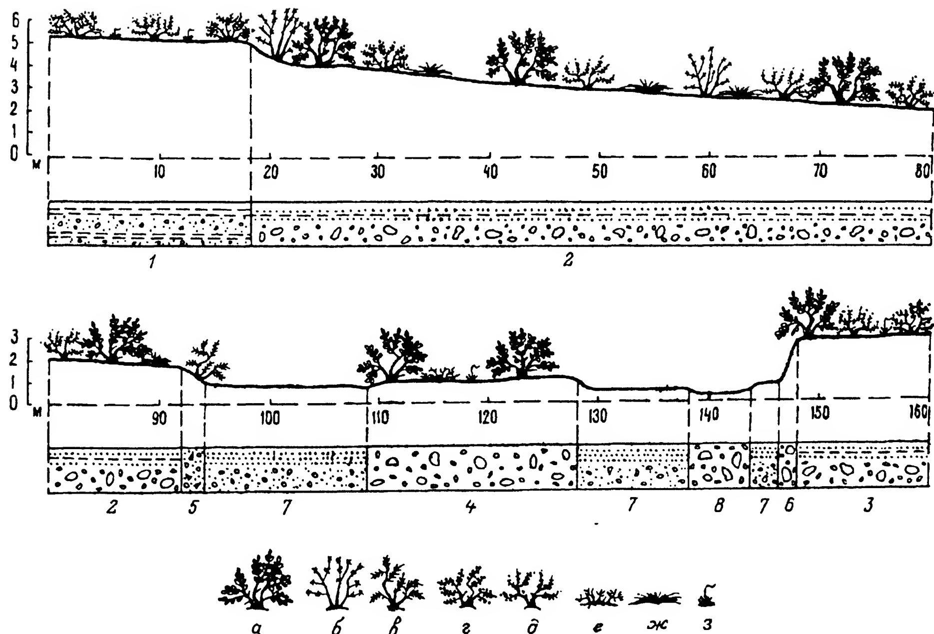


Рис. 2. Распределение почвенно-растительного покрова по профилю на межгорной равнине гор Арбисо.

1 — ковыльково-борбодурганово-реомюриевое сообщество (*Reaumuria songarica, Salsola passerina, Stipa glareosa, Oxytropis aciphylla*) на палево-бурых (красноватых) остаточно-солонцеватых легкосуглинистых почвах, подстилаемых песчано-галечниковыми отложениями; *2* — злаково-многолетнесолянково-тетреновое с караганой сообщество (*Tetraena mongolica, Salsola passerina, Reaumuria songarica, Cleistogenes songorica, Stipa glareosa, Caragana brachypoda*) на палево-бурых (красноватых) с признаками остаточной солонцеватости супесчано-суглинистых почвах, подстилаемых пролювиальными валунно-галечниковыми отложениями; *3* — ковыльково-многолетнесолянково-тетреновое сообщество (*Tetraena mongolica, Salsola passerina, Reaumuria songarica, Stipa glareosa*) на палево-бурых (красноватых) смытых супесчано-легкосуглинистых каменистых почвах, подстилаемых валунно-галечниковыми отложениями; *4* — злаково-вьюнково-тетреновое сообщество (*Tetraena mongolica, Convolvulus tragacanthoides*) на примитивных сайровых каменистых почвах, подстилаемых валунно-галечниковыми отложениями; *5* — обрывистый каменисто-галечниковый склон, местами с выходами пород с поселениями *Salsola laricifolia*; *6* — обрывистый каменисто-галечниковый склон, лишенный растительности; *7* — песчано-галечниковое русло; *8* — валунно-галечниковое русло. *а* — *Tetraena mongolica*, *б* — *Caragana brachypoda*, *в* — *Salsola laricifolia*, *г* — *Reaumuria songarica*, *д* — *Salsola passerina*, *е* — *Convolvulus tragacanthoides*, *ж* — *Cleistogenes songorica*, *з* — *Stipa glareosa*.

glareosa). Почвы красновато-палево-бурые теплоумеренные маломощные с близким подстиланием пролювиально-аллювиальных галечниковых отложений. Тетреновые пустыни входят в число уникальных сообществ Центральной Азии. В связи с этим мы посчитали уместным представить сводный список геоботанических описаний тетреновой формации (см. таблицу). В пределах этого небольшого региона тетреновые пустыни являются господствующим типом растительных сообществ.

В этом районе также встречаются ковыльково-борбодурганово-реомюриевые сообщества, приуроченные к небольшим взлобкам-увалам на равнинах. *Reaumuria songarica* (Pall.) Maxim. — пустынный полукустарничек с джунгаро-гобийским типом ареала. В северной Гоби реомюрия встречается на солончаках, такыровидных почвах и полугидроморфных сильнозасоленных почвах. В южногобийских теплоумеренных пустынях реомюрия произрастает в автоморфных условиях и на слабозасоленных или остаточно-солонцеватых почвах. *Salsola passerina* Bunge (борбодурган) — полукустарничек с восточногобийским типом ареала. В северогобийских пустынях приурочен к засоленным почвам, а в южногобийских пустынях — к местообитаниям с остаточно-солонцеватыми слабозасоленными почвами.

Характерным элементом ландшафта этого региона являются сухие русла. По их каменистым обрывам встречается *Salsola laricifolia* Turcz. et Litv. — один из активных доминантов каменистых пустынь в восточной части северогобийского региона, а на данном участке в подобных местообитаниях замещенный тетреной

Сводный список сообществ тетреновой (*Tetraena mongolica*) формации

Названия сообществ (виды)	Потаниниево-тетреновое		Многолетнесолянково-тетреновое			Тетреновое
	Номера описаний					
	1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*
Кустарники						
Zygophyllum xanthoxylon	sol; >1	sol; >1	sol; >1			
Amygdalus mongolica	sol; >1					sol; >1
Calligonum mongolicum		sp; 1				
Caragana brachypoda	sol; >1	sp; 1				
C. roborovskyi						sol; >1
Convolvulus tragacanthoides						sp; 1
Oxytropis aciphylla	sol; >1	sol; >1	sol; >1			sol; >1
Кустарнички						
Potaninia mongolica	sp; 5	sp; 5			sol; >1	
Tetraena mongolica	cop_1; 15	cop_1; 15	cop_2; 20	cop_2; 20	cop_2; 25	cop_2; 25
Полукустарнички						
Reaumuria songarica			sp; 5	sp; 6	sp; 5	
R. trigyna		sol; >1	sol; >1		sol; >1	
Salsola passerina			sp; 5	sp; 5	sp; 4	
Травянистые многолетники						
Злаки.						
Cleistogenes songorica	sol; >1	sol; >1	sp; 2	sol; >1	sol; >1	
Stipa glareosa	sol; >1	sol; >1	sol; >1	sol; >1	sol; >1	sol; >1
Ptilagrostis pelliotii						sol; >1
Разнотравье						
Allium mongolicum	sol; >1	sol; >1				sol; >1
A. polyrhizum			sol; >1	sol; >1	sol; >1	
Asparagus gobicus			sol; >1			sol; >1
Astragalus variabilis			sol; >1		sol; >1	
Gypsophila desertorum					sol; >1	sol; >1
Olgaea leucophylla	sol; >1	sol; >1				sol; >1
Zygophyllum gobicum	sol; >1					sol; >1
Однолетники						
Bassia dasyphylla	sp; 1	sol; >1				
Corispermum mongolicum	sol; >1	sol; >1				
Halogeton glomeratus	sol; >1	sol; >1	sol; >1	sp; 1	sol; >1	
Micropeplis arachnoidea			sp; 1	sol; >1	sol; >1	
Enneapogon borealis			sp; 1	sol; >1		sol; >1
Aristida heymannii						sp; 1
Eragrostis minor						sol; >1
Pennisetum centrasiaticum						sp; 1

Примечание. Местоположение описаний, приведенных в таблице: *1* — в 17 км к югу от переезда через р. Хуанхэ вблизи г. Линьхуа, на опесчаненной террасе сайра; *2* — там же, по склону к сухому руслу; *3* — система гор Арбисо, в 9 км к югу от г. Ухэ на пологонаклонной равнине; *4* — там же, на склоне пологого увала; *5* — там же, на вершине увала; *6* — там же, на каменистой террасе сайра.

монгольской. Вне пределов профиля на каменистых склонах гор нами встречены тетреновые сообщества с содоминированием *Reaumuria trigyna* и *Salsola laricifolia.* Young-Schipeng с соавт. (1990) в легенде к карте Внутренней Монголии указывают на наличие тетреновых пустынь с *Zygophyllum xanthoxylon.*

Полученный материал интересно обсудить с нескольких точек зрения. Во-первых, внимание ботаников всегда привлекали древние элементы во флоре Центральной Азии, их генезис, географическое распространение и занимаемые ими экологические позиции. Для нас, кроме того, интересно было установить место описанных сообществ в системе классификации пустынной внетропической растительности (Рачковская, 1989), а также определить положение изученного региона в схеме ботанико-географического районирования.

Пустынная ценофлора Гоби генетически гетерогенна по следующим параметрам: времени, месту возникновения, принадлежности видов к определенным экологическим типам и исходным типам растительности. Продолжительный аридный режим в Гобийской части Центральной Азии оставил в составе ее флоры плеяду интересных реликтов — «живых ископаемых», возникновение которых В. И. Грубов (1955) справедливо относит к палеогену. К их числу, несомненно, принадлежат такие виды, как *Ammopiptanthus mongolicus*, *Potaninia mongolica*, *Gymnocarpos przewalskii*, *Zygophyllum xanthoxylon*, *Ephedra przewalskii*, *Nitraria sphaerocarpa*, *Reaumuria songarica*, *R. trigyna*, *Tetraena mongolica* и др. Естественно, что наличие этого древнего, палеогенового флористического комплекса видов вызывает огромный интерес и, несомненно, доказывает существование давнего аридного режима на этой территории.

Основу же пустынной ценофлоры Гоби в настоящее время составляют преимущественно пустынные виды, возникшие в более поздний период неогена в области Древнего Средиземья, в понимании М. Г. Попова (1931). Многочисленные палеогеографические реконструкции, работы по флорогенетике и ботанической географии подтверждают предположение о существовании единой аридной области, протянувшейся от Северной Африки до Центральной Азии. Активные процессы видообразования начались в связи с отступлением палеогенового моря Тетис. В период неогена сформировалась богатая аридная флора, названная «древнесредиземноморской». Р. В. Камелин (1979, 1988) считает, что становление пустынной ценофлоры произошло в неогене как на ее основе, так и на основе древнексерофильной флоры.

Наши ботанико-географические наблюдения в Гоби показали, что в северогобийских пустынях Монголии безраздельно господствуют типы пустынь, образованные видами неогенового генезиса, а пустынные сообщества, образованные древнеаридными видами, приурочены к особым более влагообеспеченным и прогреваемым местообитаниям и обычно не занимают больших площадей (Фитоэкологические..., 1993).

В Южной Гоби, особенно в ее восточной (Ордос-Алашаньской) части, более активные позиции занимают доминанты из древнеаридного комплекса видов. На небольшом обследованном нами участке сосуществуют вместе и образуют экологически дифференцированные по местообитаниям сообщества почти все эндемики гобийской пустынной флоры. Спутниками их при образовании сообществ являются представители более молодой пустынной ценофлоры (см. таблицу). Следует подчеркнуть, что последовательность палеогеографических событий несколько различалась в разных частях пустыни Гоби. Несомненно, что восточное крыло южногобийских пустынь (к востоку от р. Эдзин-гол) всегда находилось в более благоприятных условиях для существования растительности в связи с меньшей континентальностью климата, связанной с большей близостью к Тихому океану. Смена саваннового типа пустынным здесь произошла позднее, чем на западе и севере. В современный период эта территория отличается менее аридным типом климата и является хранилищем редких древних видов. Можно согласиться с предположениями Грубова (1955) о том, что в период господства на плакорах саванного типа растительности часть аридных видов могла непосредственно участвовать в составе саванн, а другая — занимать особые местообитания инсолированных каменистых склонов или прогреваемых впадин.

Рассмотрим положение описанных сообществ в разработанной нами системе классификации растительности Гоби (Рачковская, 1989). При ее создании мы учитывали происхождение и экологию доминирующих видов, что позволило нам выделить единый пустынный внетропический тип растительности. Современные доминанты пустынных ценозов — победители в борьбе за существование в экстремальных условиях пустынной зоны являются видами, принадлежащими к различным жизненным формам. Однако всех их объединяет адаптированность к широкому спектру напряженности природных факторов. Стратегия адаптации едина и заключается в регулировании водного обмена и его стабилизации, высоком метаболизме, устойчивости физиологических процессов, а также в биоморфологических и анатомических особенностях (Пустыни..., 1988). В результате формируется особая жизненная форма растения-эремофита (Ильин, 1950). Тип растительности разделен нами на следующие группы формаций: петрофитно-палеоэремофитную кустарниковую (древнегаммадную), в которую мы включаем сообщества с доминированием *Tetraena mongolica*, *Gymnocarpos przewalskii*, *Zygophyllum xanthoxylon*, *Ephedra przewalskii*; гемипсаммофитнокустарниковую (древнесаванновую), куда относятся формации *Potaninia mongolica*, *Ammopiptanthus mongolicus*. Характерные для данного региона реомюриевые (*Reaumuria songarica*) пустыни мы рассматриваем в галофитно-палеоэремофитной кустарниковой группе формаций (древнелиторально-тугайной), а борбодургановые (*Salsola passerina*) — в галофитно-неоэремофитной полукустарничковой группе формаций. Таким образом, преобладающая часть формаций данного региона относится к кустарниковой древнеэремофитной группе.

Согласно ботанико-географическому разделению пустынь Центральной Азии (Лавренко, 1965), описанная в данной работе территория относится к Сахаро-Гобийской пустынной области Центральноазиатской подобласти Гобийской провинции. Наши многолетние исследования в гобийских пустынях Монголии (Евстифеев, Рачковская, 1976; Рачковская, 1977, 1989, 1993) и посещение в другие годы некоторых пустынных регионов Китая (предгорные равнины Восточного Тянь-Шаня, Турфанская впадина), а также маршрут 1992 года по вышеназванным районам позволили нам дополнить и уточнить проект ботанико-географического разделения азиатских пустынь (Евстифеев, Рачковская, 1991; Рачковская, 1995). В целом принимая проект районирования Е. М. Лавренко о разделении пустынной части Азии на ботанико-географические подобласти (Ирано-Туранскую и Центральноазиатскую), мы уточняем важный и многие годы дискуссионный рубеж между ними. В основном уточнение рубежа касается территории китайской и монгольской Джунгарии, которую мы рассматриваем в границах Ирано-Туранской подобласти.

Кроме того, мы обосновываем необходимость отделения северной части Центральной Азии от южной, подобно тому как проводится разделение северотуранских и южнотуранских пустынь Казахстана и Средней Азии. Впервые вопрос о существовании экологических различий между «северными» и «южными» пустынями в пределах Ирано-Туранской подобласти поднял Е. П. Коровин (1934). А. А. Юнатов (1960) продолжил разработку идей Е. П. Коровина и обосновал наличие третьего, экологически отличного («фитоклиматического») типа пустынь — монгольского, названного нами северогобийским.

Наши исследования в гобийской части Монголии, особенно в Заалтайской Гоби, изучение отчетов русских путешественников, трудов китайских и отечественных ученых и собственные наблюдения в китайской части Гоби позволяют обосновать существование еще одного экологического типа пустынь, характерного для южных частей Гоби. Мы глубоко убеждены в том, что в Центральной Азии так же, как в Ирано-Туранской подобласти, следует выделить 2 экологических типа пустынь: северогобийский и южногобийский. Основные климатические параметры для вышеназванных типов пустынь следующие. Северогобийский тип климата — холодный и резко континентальный. Суммы температур выше 10 °С невелики — 2600—3000 °С. Зимы здесь холодные и малоснежные. Ярко выражен летний максимум осадков (до 70 % осадков выпадает летом). Весны холодные и сухие. Показатель радиационного

индекса сухости, который выражает отношение радиационного баланса к сумме тепла, необходимого для испарения годового количества осадков, составляет 7—13 (т. е в 2 раза выше, чем в северотуранских пустынях).

Южногобийский тип климата в сравнении с северогобийским является более сухим и несколько более теплым. Сумма температур выше 10 °С составляет 3500 на севере и 5000 °С на юге (в Турфанской впадине 5500 °С). Среднегодовая температура в 2 раза выше, чем в северной Гоби. Осадков очень мало, в основном менее 50 мм, в отдельных районах 10 мм. Максимум их также приходится на лето. Зимы бесснежные и сухие. Индекс сухости превышает 20. Такой тип «фитоклимата» характерен для юга Заалтайской Гоби, Бэйшаня, Кашгарии и Алашаня (Физическая география Китая, 1964). Считая данный рубеж экологически значимым, т. е. определяющим различия в закономерностях распределения растительного покрова, отличия по набору формаций и составу геоэлементов, мы иначе подходим к разделению территории Центральной Азии на провинции: в пределах холодноумеренных пустынь на равнинах нами выделяется Северогобийская провинция, а в пределах теплоумеренных пустынь — Ордос-Алашаньская и Кашгаро-Бэйшаньская провинции (Рачковская, 1989, 1995).

На основе изучения экологических профилей в западном Ордосе, а также ботанико-географических наблюдений по маршруту интересно сопоставить растительный покров северных и южных гобийских пустынь. Отличия прослеживаются в следующем.

1. В спектре зональных типов южногобийских пустынь широко представлены крайнеаридные пустыни, в которых растительность отсутствует на плакорах и растительные сообщества формируются только при наличии источников дополнительного увлажнения (Рачковская, 1977).

2. Существование особого типа предгорных южногобийских пустынь, где значительное участие в составе сообществ принимают лишайники (до 5—10 % покрытия). Последнее отмечено как нашими описаниями, так и описаниями Е. М. Лавренко (1966) в сообществах на подгорной равнине западной части хребта Рихтгофена. Накипные лишайники полностью отсутствуют в условиях высокой сухости воздуха в зональных гобийских пустынях, как северных, так и южных. Активное участие синузии лишайников в строении сообществ можно рассматривать как явление предгорно-гумидной зональности в пределах южногобийских пустынь вследствие повышения влажности воздуха на предгорных территориях.

3. Показателем существенной качественной смены климатических условий является смена экологических позиций некоторых доминантных видов. Например, на межгорных равнинах в пределах южногобийских пустынь распространены реомюриево-борбодургановые сообщества. Данный тип пустынь в Северной Гоби никогда не встречается на дренированных делювиально-пролювиальных равнинах, а приурочен, как правило, к засоленным депрессиям. Отметим, что в северогобийских пустынях на предгорных равнинах господствуют баглуровые (*Anabasis brevifolia*) и симпегмовые (*Sympegma regelii*) сообщества.

4. В южногобийских пустынях значительно возрастает активность древнеаридных элементов при формировании сообществ особенно на плато Ордос и в Алашаньских пустынях.

5. В южногобийских пустынях появляется ряд видов, отсутствующих в северогобийских пустынях (*Reaumuria trigyna*, *Tetraena mongolica*, *Artemisia ordossica* и др.).

Необходимо привлечь внимание международной общественности к сохранению биоразнообразия растительного покрова и ландшафтов этого уникального региона.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Байтулин И. О., Гусак Л. Е., Евстифеев Ю. Г. и др. Фитоэкологические исследования пустынных экосистем Внутренней Монголии // Изв. Нац. АН Республики Казахстан. Сер. биол. 1993. № 3. С. 3—12.

Грубов В. И. Конспект флоры Монгольской Народной Республики. М.; Л., 1955. 308 с. (Тр. Монгол. комис. АН СССР; Вып. 67).

Евстифеев Ю. Г., Рачковская Е. И. К вопросу о взаимосвязи почвенного и растительного покрова в южной части МНР // Структура и динамика основных экосистем Монгольской Народной Республики. Л., 1976. С. 125—143.

Ильин М. М. Природа пустынного растения (эремофита) в свете растениеводческого познания пустынь // Пустыни СССР и их освоение. М.; Л., 1950. С. 56—76.

Камелин Р. В. Кухистанский округ горной Средней Азии. Л., 1979. 116 с. (Комаровские чтения; Вып. 31).

Камелин Р. В. К истории пустынного комплекса видов флоры Центральной Азии // Пустыни Заалтайской Гоби. Л., 1988. С. 6—15.

Коровин Е. П. Экологические типы пустынь Средней Азии и Казахстана в перспективах их хозяйственного освоения // Хозяйственное освоение пустынь Средней Азии и Казахстана. Ташкент, 1934. С. 5—19.

Лавренко Е. М. Растительность гобийских пустынь МНР и ее связь с современными геологическими процессами // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 9. С. 1361—1382.

Лавренко Е. М. О степной растительности лёссовых холмов в восточной части провинции Ганьсу в КНР // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1959. № 5. С. 714—728.

Лавренко Е. М. Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. М.; Л., 1962. 169 с.

Лавренко Е. М. Провинциальное разделение Центральноазиатской и Ирано-Туранской подобластей Афро-Азиатской пустынной области // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 1. С. 3—15.

Лавренко Е. М. Ботанико-географические наблюдения в пустынях Ганьсуйского коридора и на северной окраине гор Наньшаня // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 12. С. 1816—1823.

Лавренко Е. М. О растительности степей и пустынь Монгольской Народной Республики // Проблемы освоения пустынь. 1978. № 1. С. 3—19.

Петров М. П. Пустыни Центральной Азии. Ордос, Алашань, Бэйшань. М.; Л., 1966. Т. 1. 274 с.

Попов М. Г. Между Монголией и Ираном // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1931. Т. 26. № 3. С. 45—84.

Почвенный покров и почвы Монголии. М., 1984. 190 с.

Пустыни Заалтайской Гоби. М., 1988.Т. 2. 207 с.

Рачковская Е. И. Крайнеаридные типы пустынь в Центральной Азии // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л., 1977. С. 99—109.

Рачковская Е. И. Растительность гобийских пустынь МНР (география и классификация): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ташкент, 1989. 41 с.

Рачковская Е. И. Растительность Гобийских пустынь Монголии. СПб., 1993. 134 с.

Рачковская Е. И. О пустынном типе растительности // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 9. С. 53—60.

Рачковская Е. И., Евстифеев Ю. Г. Закономерности пространственной дифференциации пустынных экосистем // Проблемы освоения пустынь. 1991. № 3-4. С. 36—48.

Физическая география Китая. М., 1964. 739 с.

Фитоэкологические исследования в Южной Гоби. Алматы, 1993. 162 с.

Юнатов А. А. О некоторых эколого-географических закономерностях растительного покрова Синьцзян-Уйгурского автономного района // Природные условия Синьцзяна. М., 1960. С. 8—40.

Young-Schipeng, Li Bo, Zeng Sidi. The legend to the vegetation map of Inner Mongolia autonomicus Region China. 1 : 1 500 000 S. // Inner Mongolia. Hohhot, China, 1990.

Young-Schipeng. The vegetation of Inner Mongolia autonomic region China. 1985. 884 p. (на кит. яз.).

Институт ботаники и фитоинтродукции
НАН Республики Казахстан
Алматы

Получено 30 III 1999

SUMMARY

The results of complex soil-botanical investigations in the eastern part of Central-Asian warm-temperate deserts of China are presented. The pattern of distribution of rare endemic plant communities of *Tetraena mongolica* and *Potaninia mongolica* and their phytocoenotic characteristics are described. The problem of the status of desert communities formed by ancient arid species in classification scheme of non-tropical desert type of vegetation is discussed. The position of this region in the botanical-geographical scheme of desert Asia is determined. Special attention is paid to the difference between the vegetation of warm-temperate and cold-temperate deserts.

УДК 581.526.534(= 925.23)

© И. Н. Сафронова

КУСТАРНИКОВЫЕ И ПОЛУКУСТАРНИКОВЫЕ ПУСТЫНИ ПРИКАСПИЯ И ЗАПАДНОГО ТУРАНА

I. N. SAFRONOVA. SHRUB AND SEMISHRUB DESERTS IN THE CASPIAN REGION AND WESTERN TURAN

Кустарники и полукустарники играют большую роль в растительном покрове умеренных пустынь Евразии. Они индицируют более благоприятные по увлажнению условия. Из 50 видов кустарников и полукустарников, произрастающих в Прикаспии и Западном Туране, 2/3 являются важным компонентом растительного покрова данного региона. По отношению к условиям обитания они делятся на 4 экологические группы: эвритопы, псаммофилы, петрофилы и галофилы. Псаммофитные и петрофитные кустарниковые и полукустарниковые сообщества в пустынях характеризуются наиболее богатым видовым составом. В отличие от сообществ других экотипов в них хорошо выражены синузии представителей таких жизненных форм, как злаки, осоки, состав многолетнего разнотравья более разнообразный. По набору экотипов кустарниковых и полукустарниковых пустынь рассматриваемый регион делится на 4 района: Прикаспийская низменность, Подуральское плато, плато Устюрт, Мангышлак. Наибольшим разнообразием характеризуется Мангышлак, наименьшим — Прикаспийская низменность.

Ключевые слова: пустыни, эвритопы, псаммофилы, петрофилы, галофилы, экотипы.

Е. М. Лавренко большое внимание уделял изучению сообществ с участием кустарников, которые составляют важную черту растительного покрова аридных стран. Когда я поступила в аспирантуру к Евгению Михайловичу, он дал мне тему: «Степные кустарники и кустарниковые степи Северного и Центрального Казахстана». С тех пор, работая в разных регионах, я сохраняла интерес к этой оригинальной растительности. В память о Е. М. Лавренко написана эта статья.



Е. М. Лавренко копает молодой терескен. Восточный Памир, 1953 г.



Е. М. Лавренко в песчаном сае близ биостанции Чечекты. Восточный Памир, 1953 г.

В растительном покрове умеренных пустынь Прикаспия и Турана господствующей жизненной формой является полукустарничек. Полукустарнички образуют растительные сообщества в самых разнообразных типах местообитаний и создают фон данной территории. Кустарники и полукустарники — жизненные формы, следующие по значению после полукустарничков. В пустынях они являются индикаторами условий, более благоприятных по увлажнению, к которым относятся пески, мало испаряющие влагу из-за малой влагоемкости и плохих капиллярных свойств, каменисто-щебнистые субстраты различной литологии, конденсирующие воду, и засоленные (солончаковые) депрессии с близким уровнем грунтовых вод, доступных растениям.

Кустарники и полукустарники, высотой в среднем около 1—1.5 м (иногда меньше — 0.5—0.8 м, иногда больше — 2—2.5 м), то равномерно распределены в ландшафтах, входя в состав полукустарничковых ценозов, то произрастают группами, образуя моно- и олигодоминантные сообщества с общим проективным покрытием от 30 до 60 %.

На долю кустарниковых и полукустарниковых пустынь приходятся большие площади в Казахстане и Средней Азии (Карта..., 1979, 1995, 1996). Псаммофитные и петрофитные их варианты являются наиболее богатыми по видовому составу в пределах пустынной области. Они часто включают в себя хорошо развитые синузии длительно- и коротковегетирующих злаков (*Achnatherum caragana*,[1] *Agropyron fragile*, *Catabrosella humilis*, *Leymus racemosus*, *Poa bulbosa*, *Stipa caspia*, *S. sareptana*, *S. richteriana*, *Stipagrostis pennata* и др.), эфемероидной осоки *Carex physodes*, многолетнего разнотравья, более разнообразного, чем в сообществах других экотипов (*Astragalus ustiurtensis*, *Centaurea squarrosa*, *Gypsophila diffusa*, *Onosma staminea*, *Silene cyri*, *Syrenia siliculosa*, *Tragopogon ruber*, *Zozima orientalis* и др.).

На Прикаспийской низменности и в Западном Туране, который включает в себя юг Подуральского плато, Мангышлак и плато Устюрт, произрастает около 50 видов кустарников и полукустарников, принадлежащих к 13 семействам. По количеству видов выделяются 4 семейства — *Fabaceae* (11), *Chenopodiaceae* (10 видов), *Tamaricaceae* (9) и *Polygonaceae* (8), остальные представлены тремя (*Thymelaeaceae*), двумя

[1] Названия растений даны по: Черепанов, 1995.

Кустарники и полукустарники пустынь Прикаспия и Западного Турана

Название растения	Жизненная форма	Экотип				Встречаемость	Широтная амплитуда
		П	ПС	Г	Э		
Asteraceae							
Mausolea eriocarpa	ПК		+			III	3
Chenopodiaceae							
Halothamnus glaucus	ПК	+				I	2, 3
H. subaphyllus	ПК				+	II	2
H. turcomanicus	ПК				+	I	2
Haloxylon aphyllum	К				+	III	1, 2, 3
H. persicum	К		+			III	2, 3
Krascheninnikovia ceratoides	ПК				+	IV	1, 2, 3
Salsola arbuscula	К				+	IV	1, 2, 3
S. arbusculiformis	ПК	+				III	1, 2, 3
S. chiwensis	ПК					I	2
S. richteri	К		+			I	3
Convolvulaceae							
Convolvulus erinaceus	ПК		+			IV	1, 2, 3
C. fruticosus	ПК				+	IV	1, 2, 3
Ephedraceae							
Ephedra strobilacea	К		+			III	3
Fabaceae							
Ammodendron bifolium	К		+			I	1, 2
A. conollyi	К		+			I	3
A. eichwaldii	К				+	II	3
Astragalus ammodendron	ПК		+			IV	2, 3
A. brachypus	ПК		+			II	1, 2, 3
A. karakugensis	ПК		+			IV	1, 2, 3
A. turcomanicus	ПК				+	IV	2, 3
Caragana grandiflora	К				+	IV	2, 3
Eremosparton aphyllum	К		+			III	1, 2, 3
Ewersmania subspinosa	К				+	I	1, 2
Halimodendron halodendron	К				+	I	1, 2
Nitrariaceae							
Nitraria schoberi	К			+		III	1, 2, 3
N. sibirica	К				+	I	2
Peganaceae							
Malacocarpus crithmifolius	К	+				II	2
Polygonaceae							
Atraphaxis replicata	К				+	IV	1, 2, 3
A. spinosa	К				+	I	1, 2, 3
Calligonum aphyllum	К		+			III	1, 2
C. caput-medusae	К		+			IV	1, 2, 3
C. dubijanskyi	К		+			I	3
C. eriopodum	К		+			I	2, 3
C. junceum	К				+	IV	1, 2, 3
C. leucocladum	К		+			IV	1, 2, 3

Названия растений	Жизненная форма	Экотип				Встречаемость	Широтная амплитуда
		П	ПС	Г	Э		
Rhamnaceae							
Rhamnus sintenisii	К	+				IV	2, 3
Rosaceae							
Crataegus ambigua	К	+				II	2
Tamaricaceae							
Reaumuria fruticosa	К				+	III	2, 3
Tamarix elongata	К			+		II	1, 2, 3
T. gracilis	К			+		IV	1, 2, 3
T. hispida	К			+		I	1, 2, 3
T. hohenakeri	К			+		II	1, 2, 3
T. laxa	К			+		III	1, 2, 3
T. meyeri	К			+		I	2
T. passerioides	К			+		II	3
T. ramosissima	К			+		III	1, 2, 3

Примечание. Экотип: П — петрофит, ПС — псаммофит, Г — галофит, Э — эвритоп; жизненная форма: ПК — полукустарник, К — кустарник; встречаемость в регионе: I — очень редко, II — редко, III — нечасто, IV — часто; широтная амплитуда (встречаемость в подзональных типах пустынь): 1 — северных, 2 — средних, 3 — южных.

(*Convolvulaceae*) или одним (*Asteraceae*, *Ephedraceae*, *Nitrariaceae*, *Peganaceae*, *Rhamnaceae*, *Rosaceae*, *Zygophyllaceae*) видами (см. таблицу).

Треть всех видов встречается очень редко и в небольшом количестве. Остальные играют заметную роль в растительном покрове, несмотря на то что широкое распространение в регионе имеет только меньшая их часть. Мы выделяем 4 экологические группы видов с преобладанием эвритопов (17 видов) и псаммофилов (17) над петрофилами (7) и галофилами (9).

Эвритопы обладают широким экологическим ареалом. Они произрастают в разнообразных типах местообитаний, в данном регионе обычно на песках и на щебнисто-каменистых почвах и выходах пород разного литологического состава. В формировании кустарниковых и полукустарниковых пустынь участвуют 10 видов из 17: *Ammodendron eichwaldii*, *Astragalus turcomanicus*, *Atraphaxis replicata*, *Calligonum junceum*, *Caragana grandiflora*, *Convolvulus fruticosus*, *Haloxylon aphyllum*, *Krascheninnikovia ceratoides*, *Reaumuria fruticosa*, *Salsola arbuscula*.

Ammodendron eichwaldii — западно-южнотуранский вид. Встречается на каменистых склонах и песках, где образует песчаноакациевые сообщества или принимает участие в олигодоминантных псаммофитнокустарниковых и черносаксауловых (*Haloxylon aphyllum*) ценозах.

Astragalus turcomanicus — западно-туранский вид. Широко распространен на эродированных склонах с выходами известняков, песчаников, мелов и на маломощных песках, являясь содоминантом в кустарниково-полукустарниковых сообществах.

Caragana grandiflora — кавказско-западнотуранский вид. Встречаясь в Северном Приаралье и на плато Устюрт, он имеет фитоценотический оптимум на Мангышлаке. Карагановые сообщества и сообщества с участием *C. grandiflora* формируются на различных по литологии породах, но особенно часто они связаны с мелами. Значительно реже, чем на каменистых субстратах, *C. grandiflora* растет на закрепленных засоленных песках.

Haloxylon aphyllum — ирано-туранский вид. Принадлежит к числу основных ценозообразователей пустынь Турана. Большие площади песков заняты черносакса-

уловыми сообществами. *H. aphyllum* часто входит в состав олигодоминантных псаммофитнокустарниковых пустынь или встречается единичными кустами на каменистых склонах, обрывах, осыпях, по саям с каменистыми днищами. Он хорошо выносит засоление, произрастая на гипсоносных и солончаковых почвах.

Calligonum junceum — турано-гобийский вид, связан преимущественно с засоленными песками, но растет и на гипсоносных почвах, на пестроцветных глинах.

Широко распространенные в умеренных пустынях *Atraphaxis replicata* (ирано-туранский вид), *Convolvulus fruticosus* (туранский), *Krascheninnikovia ceratoides* (средиземный вид с обширным ареалом), *Salsola arbuscula* (гобийско-ирано-туранский) обычны как для каменисто-щебнистых субстратов различной литологии, так и для маломощных песков. Они образуют монодоминантные (курчавковые, вьюнковые, терескеновые, белобоялычевые) и олигодоминантные сообщества. Последние особенно характерны для Западного Турана: для чинков плато Устюрт и разнообразных местообитаний на Мангышлаке.

Reaumuria fruticosa — западно-южнотуранский вид из сахаро-гобийского рода *Reaumuria*, приурочен к меловым почвам и выходам мелов, гипсоносным третичным глинам, засоленным пескам, солончакам, такырам.

Остальные 7 видов встречаются очень редко и единично: *Atraphaxis spinosa*, *Ewersmania subspinosa*, *Halimodendron halodendron*, *Halothamnus subaphylla*, *H. turcomanicus*, *Nitraria sibirica*, *Zygophyllum eichwaldii*.

Псаммофилы, приуроченные к грядовым, бугристым и барханным слабозакрепленным пескам, составляют многочисленную группу. Они создают монодоминантные и олигодоминантные сообщества: саксауловые, жузгуновые, псаммофитнокустарниковые.

Преобладают виды сахаро-гобийского рода *Calligonum* с центром распространения в песчаных пустынях Турана (Лавренко, 1962; Мусаев, 1969). Широко распространены в рассматриваемом регионе *Calligonum caput-medusae* и *C. leucocladum* (туранские виды), *C. aphyllum* (туранский) обычен для песков в полосе северных пустынь, являясь единственным представителем рода, широко распространенным на Прикаспийской низменности. Очень редко встречаются *C. eriopodum* (туранский) и *C. × dubijanskyi* (восточно-туранский). Мангышлак, где оба вида собраны в Карынжарыкской впадине, является самой западной точкой их ареалов.

Из астрагалов — одного из крупнейших родов Средней Азии (Камелин, 1973) — широко по всему Турану распространены *Astragalus brachypus* и *A. karakugensis* (туранские виды); *A. ammodendron* относится к западно-туранским видам.

В формировании растительного покрова песчаных массивов Турана важную роль играют: туранский псаммофил *Eremosparton aphyllum*, ирано-туранские *Haloxylon persicum*, *Convolvulus erinaceus*, *Mausolea eriocarpa*, южно-туранские *Ammodendron conollyi*, *Ephedra strobilacea*, *Salsola richteri*.

Два туранских эндемика — *Dendrostellera ammodendron* и *D. turkmenorum* — очень редки в Западном Туране. Первый вид распространен к востоку от Аральского моря и р. Аму-Дарьи, и на Мангышлаке находятся самые западные точки его ареала. *D. turkmenorum* — южно-туранский вид, его нахождение в Карынжарыкской впадине является самым северным.

Группа петрофилов, произрастающих по щебнистым склонам сопок, холмов, каменистым уступам плато, ущельям с выходами пород разного литологического состава, самая малочисленная. 3 вида — *Dendrostellera olgae*, *Halothamnus glaucus*, *Salsola chiwensis* — встречаются крайне редко; *Malacocarpus crithmifolius* и *Crataegus ambigua* имеют ограниченное распространение; и 2 вида — *Salsola arbusculiformis* и *Rhamnus sintenisii* — входят в число видов, создающих кустарниковые пустыни Турана.

Salsola arbusculiformis — северо-туранский вид, основной эдификатор сообществ на плато Бетпакдала. Восточная граница его ареала лежит в Алашаньской пустыне; к восточной части Китайской Джунгарии, Кашгарии и центральным частям гобийской пустыни приурочен разрыв ареала; самое западное местонахождение вида

находится в Горном Мангышлаке (Грубов, 1955; Лавренко, 1962; Петров, 1966; Сафронова, 1996). В Западном Туране фитоценотический оптимум *S. arbusculiformis* приходится на северную половину плато Устюрт.

Rhamnus sintenisii — западно-туранский вид, заходящий в Иран. Очень широко распространен на Мангышлаке, характерен для чинков плато Устюрт. Обычно растет отдельными крупными очень раскидистыми кустами от 1.5 до 2 м выс. или образует куртины. Приурочен к выходам пород (известняков, песчаников) по плоским увалам, чинкам плато и впадин, глубоким ущельям гор, часто встречается единичными кустами по сухим водотокам с каменистыми днищами горизонтальных выходов известняков. Особенно обилен в западной части Мангышлака — на чинках п-ова Тюб-Караган.

Malacocarpus crithmifolius — западно-туранский вид. Образует заросли по крупнокаменистым склонам и осыпям, но встречается нечасто. Относится к растениям, подлежащим охране (Красная..., 1981).

Crataegus ambigua — эндемик Западного Турана. Его единичные кусты нередки для ущелий Горного Мангышлака и чинков плато. Как и предыдущий вид, включен в Красную книгу Казахстана (Красная..., 1981).

Галофилы в своем распространении связаны с засоленными типами местообитаний, часто имеющими связь с грунтовыми водами (такими как солончаки, аллювиальные сильно засоленные почвы, засоленные бугристые пески), а также с выходами гипсоносных третичных глин, пестроцветных пород. Почти все они из сем. *Tamaricaceae* и один вид из сем. *Nitrariaceae*.

Nitraria schoberi — прикаспийско-туранский вид, заходящий в степную область. В Прикаспии и Западном Туране встречается нечасто, на солончаках и приморских сильно засоленных песчаных равнинах.

Сем. *Tamaricaceae* представлено сахаро-гобийским родом *Tamarix* с широко распространенными по всему Турану видами: сахаро-гобийскими *T. passerioides* и *T. meyeri*; ирано-турано-гобийскими *T. hohenackeri*, *T. laxa* и *T. ramosissima*; турано-гобийскими *T. elongata*, *T. gracilis* и *T. hispida*.

В создании галофитных кустарниковых пустынь Западного Турана заметная роль принадлежит 3 видам: *T. ramosissima*, *T. gracilis* и *T. laxa*. Первый распространен от Кавказа до Монголии на солончаках, аллювиальных сильно засоленных почвах, засоленных бугристых песках, галечниках. Ареал *T. laxa* протянулся от западного побережья Каспийского моря до Монголии. В пределах региона вид часто встречается вместе с *T. ramosissima* на засоленных бугристых песках и солончаках Прикаспийской низменности. *T. gracilis* характерен для всего Западного Турана.

К редким видам в Прикаспии и Западном Туране относятся *T. elongata*, *T. hispida*, *T. hohenackeri*, *T. meyeri*, *T. passerioides*, произрастающие на солончаках, аллювиальных сильно засоленных почвах, засоленных бугристых песках, по водотокам. Интересно отметить, что самая северная точка ареала *T. passerioides* лежит в Западном Туране на Мангышлаке на берегу залива Александр-бай на 43° с. ш. (Русанов, 1949). *T. elongata* в данном регионе на мысе Тюб-Караган (Мангышлак) достигает западного предела своего распространения.

На Прикаспийской низменности широко распространены песчаные массивы и солончаковые депрессии, т. е. типы местообитаний, к которым обычно приурочены кустарниковые и полукустарниковые пустыни. Несмотря на то что прикаспийские кустарниковые пустыни занимают большие площади, они очень бедны по количеству видов, участвующих в их образовании, и по разнообразию экотипов. Всего 3 кустарника (*Calligonum aphyllum*, *Tamarix ramosissima*, *T. laxa*) и 1 полукустарник (*Krascheninnikovia ceratoides*) участвуют в их формировании (Сафронова, 1980).

Calligonum aphyllum образует сообщества по вершинам слабозакрепленных барханов. На выровненных закрепленных песках он участвует в сообществах *Artemisia lerchiana*, распределяясь равномерно разреженно на ее фоне.

На более засоленных бугристых закрепленных песках в сообществах кустарниково-лерхополынных пустынь наряду с *Calligonum aphyllum* принимает участие терескен *Krascheninnikovia ceratoides*.

Тамариксы на барханных песках обычно образуют куртинные заросли по вершинам барханов или по котловинам между ними. Кроме песков они характерны также для солончаковых депрессий, встречаясь единично или куртинами, или образуя «парковые рощицы».

На юге Подуральского плато кустарниковые пустыни более разнообразны. На слабозакрепленных песках, как и на Прикаспийской низменности, распространены жузгуновые из *Calligonum aphyllum* сообщества. На бугристых полузакрепленных песках обилен *Krascheninnikovia ceratoides* в составе терескеново-житняково-полынных (*Artemisia lerchiana*, *A. terrae-albae*) пустынь. К закрепленным маломощным пескам приурочены олигодоминантные ценозы из *Atraphaxis replicata*, *Salsola arbuscula*, *Convolvulus fruticosus*. В эродированном рельефе обычна курчавка *Atraphaxis replicata*. На склонах с выходами меловых пород, по логам и оврагам с меловыми почвами она произрастает как единично, так и образуя разреженные сообщества (Никольская, Храмцов, 1987).

Кустарниковые и полукустарниковые пустыни плато Устюрт характеризуются распространением петрофитных чернобоялычевых (*Salsola arbusculiformis*) пустынь в северной его половине и черносаксауловых (*Haloxylon aphyllum*) и олигодоминантных кустарниковых петрофитных и псаммофитных в южной половине. Разнообразные моно- и олигодоминантные кустарниковые и полукустарниковые ценозы формируются на эродированных чинках плато, сложенных известняками, песчаниками, мелами (Сафронова, Востокова, 1982).

Максимум фитоценотического разнообразия кустарниковых и полукустарниковых пустынь Западного Турана приходится на Мангышлак, на котором встречаются почти все виды, отмеченные в регионе. Их петрофитные варианты представлены чернобоялычевыми, терескеновыми, курчавковыми, карагановыми сообществами, несколькими вариантами олигодоминантных ценозов. Для слабозакрепленных грядово-барханных песков характерны саксауловые, жузгуновые, псаммофитнокустарниковые пустыни, для маломощных равнинных и бугристых песков — олигодоминантные сообщества.

Подводя итог вышесказанному, Прикаспий и Западный Туран по составу кустарниковых и полукустарниковых пустынь можно разделить на 4 района:

1) район Прикаспийской низменности с псаммофитными жузгуновыми, тамариксово-жузгуновыми и галофитными тамариксовыми пустынями;

2) район Подуральского плато с жузгуновыми и олигодоминантными кустарниковыми псаммофитными пустынями и курчавковыми петрофитными;

3) район плато Устюрт с чернобоялычевыми петрофитными, черносаксауловыми и олигодоминантными полукустарниково-кустарниковыми, как петрофитными, так и псаммофитными пустынями;

4) район Мангышлака с очень разнообразным набором петрофитных, псаммофитных и галофитных кустарниковых и полукустарниковых пустынь.

Работа выполнена при частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 97-04-48212).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Грубов В. И. Конспект флоры Монгольской Народной Республики. М.; Л., 1955. 308 с. (Тр. Монгол. Комис.; Вып. 67).

Камелин Р. В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., 1973. 356 с.

Карта восстановленной растительности Центральной и Восточной Европы м. 1 : 2 500 000. СПб., 1996. На 6 л.

Карта растительности европейской части СССР м. 1 : 2 500 000. М., 1979. На 6 л.

Карта растительности Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области) м. 1 : 2500 000. М., 1995. На 3 л.

Красная книга Казахской ССР. Алма-Ата, 1981. Ч. 2. Растения. 263 с.

Лавренко Е. М. Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. М.; Л., 1962. 169 с. (Комаровские чтения, XV).

Мусаев И. Ф. Карты ареалов эдификаторных растений Турана // Ареалы растений флоры СССР. Л., 1969. Вып. 2. С. 120—167.

Никольская Н. И., Храмцов В. Н. Карта растительности пустынь северо-западного Казахстана // Геоботаническое картографирование 1987. Л., 1987. С. 63—75.

Петров М. П. Пустыни Центральной Азии. М.; Л., 1966. Т. 1. 274 с.

Русанов Ф. Н. Среднеазиатские тамариксы. Ташкент, 1949. 160 с.

Сафронова И. Н. Пустыни // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 285—295.

Сафронова И. Н. Пустыни Мангышлака (очерк растительности). СПб., 1996. 212 с. (Тр. БИН РАН; Вып. 18).

Сафронова И. Н., Востокова Е. А. Карта растительности плато Устюрт // Геоботаническое картографирование 1982. Л., 1982. С. 28—40.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 991 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 16 VI 1999

SUMMARY

Shrubs and semishrubs give peculiar appearance to temperate deserts of Eurasia. Ecology of these species which are widespread on the plains between Caspian and Aral Seas is described. The desert shrubs and semishrubs were divided into 4 ecological groups: petrophytes, psammophytes, halophytes, and eurytopic shrubs and semishrubs. Petrophytes (shrubs *Caragana grandiflora*, *Rhamnus sintenisii*; semishrubs *Astragalus turcomanicus*, *Salsola arbusculiformis*) grow exlusively on stony-gravelly shallow soils developed over different rocks, such as limestone, sandstone, chalk (with the exception of Tertiary carbonate clays). Psammophytes (shrubs *Calligonum aphyllum*, *C. caput-medusae*, *C. leucocladum*, *Haloxylon persicum*; semishrub *Astragalus karakugensis*) are found only on sandy soils and sand massifs. Halophytes (shrubs *Nitraria schoberi*, *Tamarix elongata*, *T. gracilis*, *T. hispida*, *T. hohenackeri*, *T. laxa*, *T. ramosissima*) are associated with saline soils of different texture. The eurytopic species occur in wide range of habitats: *Calligonum junceum* and *Haloxylon aphyllum* are the common species of salt-laden sands and soils with strong concentration of gypsum; shrubs *Atraphaxis replicata*, *Salsola arbuscula*, *Calligonum junceum*, *Haloxylon aphyllum*, and semishrubs *Convolvulus fruticosus*, *Krascheninnikovia ceratoides* grow on limestone, sandstone, chalk as well as on sands being the indicators of shallow sand layers.

УДК 581.524.32(= 922)

© Б. А. Юрцев

О ВРЕМЕНИ И УСЛОВИЯХ ПЕРВИЧНОГО ОБЕЗЛЕСЕНИЯ АРКТИКИ

B. A. YURTSEV. ON THE TIME AND ENVIRONMENTS OF THE PRIMARY DEFORESTATION OF THE ARCTIC

На обширном палеоботаническом материале из неогеновых отложений арктических территорий Северной Америки, Гренландии и Исландии, полученном за 2 последних десятилетия, рассмотрены основные этапы перехода от фазы холодноумеренных флор бореального типа к лесотундровым и тундровым флорам гипоарктического и арктического облика. Новые палеонтологические данные подтвердили гипотезу о двухфазном первичном обезлесении Арктики (Толмачев, 1964; Толмачев, Юрцев, 1968) и его связи с формированием постоянного ледового покрова Арктического океана.

Ключевые слова: Арктика, фазы обезлесения, летнее, зимнее похолодание, образование постоянного ледового покрова Арктического океана, миоцен-плиоценовые ископаемые флоры, Канадский Арктический архипелаг, Гренландия.

В чрезвычайно широкий круг интересов Евгения Михайловича Лавренко — ботаника с планетарным кругозором — входили проблемы ботанико-географического районирования Палеарктики (Лавренко, 1950, 1951). Им были рассмотрены вопросы формирования растительного покрова основных ботанико-географических областей и приблизительно оценен их возраст. В пределах северного безлесного холодного региона выделены 4 области: полярных пустынь (циркумполярная), тундровая (циркумполярная) и 2 луговые области — североатлантическая и северопацифическая. Эти 4 области справедливо рассматриваются как самые молодые.

Для целей данной статьи особенно важно противопоставление Е. М. Лавренко тундровой области двум луговым (точнее, лугово-пустошным; Юрцев, 1966), также безлесным, но с подчеркнуто океаническим климатом.

Широко известна (Толмачев, 1927, 1932) флорогенетическая и палеогеографическая теоретическая концепция происхождения тундрового ландшафта и арктической флоры современного типа на неоледеневавших территориях северной окраины Восточной и Северо-Восточной Сибири, западной части Канадского Арктического архипелага и соединявшего их обширного пространства полярного шельфа. Последний осушался в эпохи раннеплейстоценового оледенения приатлантического сектора северного полушария, а также оледенения горных цепей в субарктических и умеренных широтах Восточной Сибири. Древняя Арктика (Эоарктика — по Толмачеву) сформировалась к северу от кольца горных ледников субарктических широт как область подземного оледенения (вечной мерзлоты), господства тундровой растительности, сурового климата с чертами континентальности (в частности, морозных малоснежных зим). Эоарктика, по мысли Толмачева, омывалась Арктическим океаном (с перманентным ледовым покровом пакового типа), превратившимся в Северный Ледовитый океан.

Значительно менее известна выдвинутая А. И. Толмачевым (1964) концепция первичного обезлесения Арктики, которая вначале была сформулирована во многом умозрительно и дедуктивно (до того, как появились богатые палеоботанические свидетельства о плиоценовых флорах высокоширотной Арктики), а в дальнейшем своем развитии (Толмачев, Юрцев, 1970; Юрцев, 1994) уже могла опираться на палеоботанические данные.

В данной статье я постараюсь показать, как была подкреплена и как и в чем трансформирована яркая и интересная гипотеза Толмачева (1964) о двухэтапном формировании арктических безлесных ландшафтов современного типа на основе новых палеоботанических и палеонтологических исследований в высокой Арктике. Подчеркну, что изменение летнего и зимнего климата Арктики, тесно связанное с историей охлаждения океана и формирования на нем постоянного ледового покрова, было глобальным событием с разносторонним воздействием на климат, ландшафты и биоту не только северных, но и умеренных широт.

Современная Арктика в широком понимании (северная, полярная, холодная, безлесная область) существует в двух «ипостасях» (Юрцев и др., 1978; Yurtsev, 1994, 1997): собственно Арктики (Арктика в узком смысле: Центральная подобласть Арктической флористической области, занимающая острова и материковые побережья Северного Ледовитого океана и его краевых морей, с резкими чертами континентальности климата, вечной мерзлотой, морским ледовым покровом по крайней мере на протяжении большей части года) и двух океанических подобластей: Северо-Атлантической и Северо-Тихоокеанской (с открытым морем даже в зимнее время, типично океаническим климатом, теплыми неустойчивыми зимами, отсутствием вечной мерзлоты). К названным океаническим подобластям приурочены барические минимумы: Исландский и Алеутский.

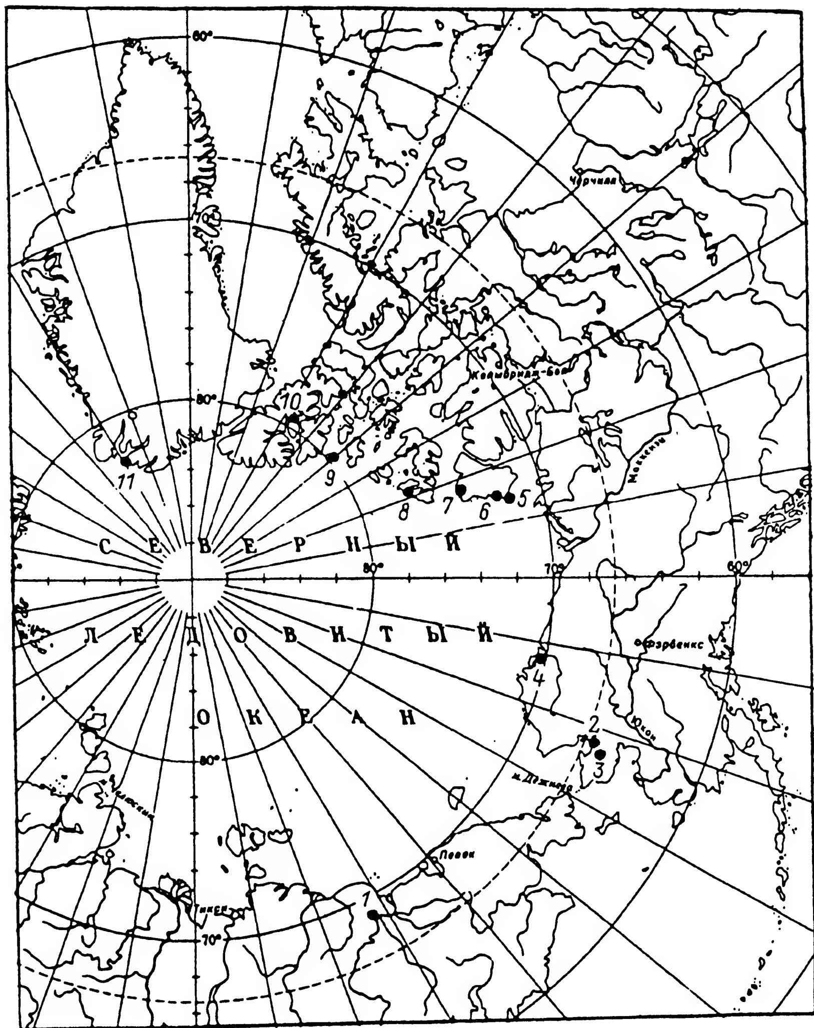
Общим для всей Арктики в широком понимании является холодное лето со средней температурой самого теплого месяца не выше 8—12 °С (большей частью 10°). В растительности Центральной Арктики преобладают разнообразные тундры; в океанических подобластях — сочетание тундроподобных кустарниковых, кустарничковых и моховых сообществ (типа верещатников) на элювиальных (выпуклых) местоположениях с сообществами лугов и луговин в депрессиях рельефа. Это дало основание Е. М. Лавренко (1951) трактовать обе океанические территории как 2 самостоятельные луговые геоботанические области. По уровню теплообеспеченности лета (8—12 °С — средняя температура июля) обе последние сходны с южными подзонами тундровой зоны (южных гипоарктических, в том числе кустарниковых тундр, крупных стлаников и даже с северной лесотундрой). Главное отличие климата — в зимних условиях: в океанических подобластях средние температуры января варьируют в пределах +4— –4 °С, снеговой покров неустойчив, оттепели обычны; в Арктике в узком смысле среднемесячные температуры января от –24 до –36 °С, зимы устойчиво морозные. Годовая амплитуда среднемесячных температур составляет в Северо-Тихоокеанской подобласти 9—17 (до 20)°, в Северо-Атлантической — 6—20°: в Исландии — 10—12°, на Фарерских о-вах — 6—8°, на севере Фенноскандии — 14—20°; тогда как в собственно Арктике разница средних температур января и июля варьирует в пределах 28—40 °С.

Флора собственно Арктики содержит высокую долю (2/5—4/5 состава локальных флор) циркумполярных видов (криофильных и гемикриофильных) и часто значительную долю континентальных видов (в Берингии — включая степные и криоксерофильные). В океанических подобластях доля циркумполярных арктоальпийских видов резко снижается, зато существенно увеличивается доля недревесных бореальных видов (в первую очередь трав), а в числе арктоальпийских видов преобладают океанические — североатлантические, северопацифические и амфиокеанические. Эти территории нередко называют «океанические бореальные безлесные фитохории».

Подобная дифференциация северной безлесной области, по-видимому, и натолкнула А. И. Толмачева на мысль о двухфазном обезлесении Арктики.

Суть гипотезы заключалась в следующем.

1. Первичное обезлесение Арктики произошло в позднем плиоцене вследствие ухудшения летнего климата: в первую очередь понижения летних температур при еще мягких зимах, относительно высоких среднегодовых температурах и отсутствии постоянного ледового покрова на Арктическом океане, отсутствии вечной мерзлоты на арктических побережьях. Растительность первично безлесных территорий Арктики, по мысли Толмачева, могла напоминать таковую современных Алеутских или



Местонахождения ископаемых флор, обсуждаемых в тексте.

1 — слои Кутуях, *2* — Cape Deceit, *3* — Lava Camp, *4* — Fish Creek, *5* — Duck Hauckk Bluff, *6* — Worth Point, *7* — Ballast Brook, *8* — Prince Patric Island, *9* — Meighen Island, *10* — Wolf Valley, *11* — Kap København.

Северных Курильских о-вов. Она избежала фазу хвойной лесотундры: постулирован прямой переход от арктотретичного палеогенового широколиственного леса к листопадным кустарникам из родов *Alnus* (*Duschekia*), *Betula* и *Salix* (Толмачев, 1964).

2. Дальнейшее общеземное похолодание привело около 1 млн лет назад (л. н.) к образованию постоянного ледового покрова на Арктической акватории («холодильника» Северного полушария), арктического зимнего антициклона, развитию покровного оледенения в Атлантическом секторе, горных ледников в субарктических нагорьях Восточной Сибири и Берингии, формированию вечной мерзлоты на неоледеневавших территориях раннеплейстоценовой Арктики, формированию арктических климата и ландшафтов, а также первичной арктической (эоарктической) флоры современного типа на побережье Ледовитого океана. Эвстатическое осушение обширного полярного шельфа сократило площадь Арктического океана (острова вошли в пределы суши) и сделало климат Арктики ультраконтинентальным, зимы — малоснежными. Эта гипотеза (Толмачев, 1927), позднее солидно аргументированная

(Толмачев, 1932), претерпела дальнейшее развитие (Толмачев, 1952, 1957, 1960, 1962, 1964) и фактически стала теорией.

Палеоботанические данные о флорах поздненеогеновой высокой Арктики, которые стали накапливаться в 1960—1970-х годах, в целом подтвердили предсказания Толмачева, хотя и внесли существенные коррективы (Юрцев, 1966, 1972), а также позволили датировать основные палеогеографические события. В настоящее время обстоятельные материалы (макро- и микрофоссилии) имеются для самых высокоширотных территорий северо-запада и севера Канадского Арктического архипелага (в том числе о-ва Элсмир), севера Гренландии (см. рисунок), а также для Исландии. При этом в ряде местонахождений неогеновых флор морские осадки переслаиваются терригенными, а в Исландии также вулканитами. Захоронения организмов включают в себя спорово-пыльцевые спектры, отпечатки и макроостатки растений и насекомых (идентификация до вида), а в ряде случаев — фауну грызунов и копытных, а также морскую макро- и микрофауну.

Для нас особенно важны данные по былой растительности самого высокоширотного побережья, в первую очередь северо-западного побережья Канадского Арктического архипелага (формация Бофор s. str.) и ее аналоги в северной части архипелага (о-в Элсмир) и северного побережья Гренландии (формация Kap København). С ними могут сопоставляться данные по северному побережью Аляски (где шельф почти выклинивается, а область абиссальных глубин простирается до 70° с. ш.) и отчасти по Исландии — тектонически неустойчивой области, соседствующей с Гренландией.

Эти данные заставили отказаться от постулата об отсутствии фазы темнохвойной тайги в Арктике (Юрцев, 1972). Для северо-западной и северной окраины Канадского Арктического архипелага выявлены основные фазы перехода от арктотретичных широколиственных листопадных лесов с таксодиевыми хвойными палеоцена и эоцена к древней лесотундре.

Важным звеном в цепи этих преобразований явилась раннемиоценовая флора слоев Mary Sacks (Fyles, 1990; Matthews, Ovenden, 1990) в разрезе Duck Hauck Bluff — юго-западного выступа о-ва Банкса. Флора предположительно датирована ранним—средним миоценом (около 18 млн л. н.). Комплекс хвойных из сем. *Pinaceae* (включая *Larix omoloica*, *Picea banksii* из родства *Picea glauca*, *Tsuga*, 5- и 2-хвоинковые сосны) сочетается с разнообразием таксодиевых (*Glyptostrobus*, *Metasequoia*, *Taxodium*), *Thuja occidentalis*, различными лиственными кустарниками и лианами, водными и болотными травами. Экзотический элемент представляют, например, общие с неогеновыми флорами Мамонтовой Горы в Восточной Сибири или северо-пекульнейской флорой Южной Чукотки *Glyptostrobus*, *Metasequoia*, *Dulichium*, *Aracites*, *Epipremnum*, *Morus*, *Vitaceae*, *Decodon*, *Diervilla*, *Weigela* и *Sambucus*, также *Phyllanthus* из *Euphorbiaceae*, *Paliurus*, *Physalis* и др.

Пра-гипоарктический элемент представляют *Alnus* из подрода *Alnobetula* (*Duschekia*), мелкокустарниковая *Betula*, *Ranunculus* cf. *hyperboreus*, кустарнички из вересковых: *Andromeda polifolia*, *Chamaedaphne calyculata*, возможно, обитавшие на верховых болотах, также *Arctous* (?).

Большее таксономическое разнообразие и очевидное господство в растительности обнаруживают темнохвойные древесные породы в позднемиоценовых флорах Lava Camp (п-ов Сьюард, Аляска, радиоуглеродная датировка 5.7 млн л. н.) и в слоях Ballast Brook (на северном побережье о-ва Банкса), подстилающих верхние слои; последние принадлежат формации Бофор s. str. (Beaufort; см. ниже). В них еще сохраняются *Glyptostrobus* и *Metasequoia*, разнообразие же цветковых несколько сокращается.

Замечу, что в ряде работ американских палеоботаников отмечается, что в раннем и среднем миоцене темнохвойные породы из сем. *Pinaceae* были приурочены к верхнему поясу гор, тогда как таксодиевые были распространены в основном в нижнем поясе и в долинах в составе листопадного широколиственного леса (Ager, 1994; Ager, White, 1997). В позднем миоцене даже в умеренно-северных широтах темнохвойные леса спустились на равнины. Это вполне соответствует представлениям

о горном происхождении темнохвойной тайги (Толмачев, 1954; Юрцев, 1972). Интересно, что смешение восточноазиатских и североамериканских видов хвойных отмечается в ископаемых флорах в весьма ограниченных размерах, что я склонен объяснять не наличием уже в это время биоклиматической преграды в области Берингийского моста суши, а скорее, подмеченной Толмачевым (1954) ценобиотической особенностью темнохвойных деревьев: виды одного рода, как правило, не образуют смешанных древостоев, а замещают друг друга в порядке широтной зональности и высотной поясности, а также в долготном направлении по градиенту континентальности/океаничности климата. Конспецифичность ископаемых темнохвойных пород из Азии и Северной Америки (например, *Larix omoloica*, *Pinus etelmenorum*) требует тщательной проверки. Впрочем, ближайше родственны азиатская дальневосточная ель *Picea ajanensis* и североамериканская приморская *P. sitchensis* (из секции *Casicta*).

Следующий крупный этап в эволюции флор неогеновой Арктики фиксируют комплексы формации Бофор. Они содержатся в отложениях древнего западного и северо-западного побережий Канадского Арктического архипелага, вскрытых разрезами на о-ве Принс-Патрик (типовой разрез) (Fyles, 1990), о-ве Банкса (Hills, 1969), о-ве Meighen (Matthews, Ovenden, 1990) и в эквивалентных им слоях на о-ве Элсмир. Ряд от о-ва Банкса через о-в Принс-Патрик к о-ву Meighen характеризуется некоторым обеднением флоры при сохранении ископаемыми флористическими комплексами облика хвойной лесотундры. Этот ряд как бы продолжен флорой Kap København на севере Гренландии, но там вполне очевиден и хронологический разрыв, тогда как в случае формации Бофор вполне валидно и альтернативное объяснение проявлением зональности.

В формации Бофор сохраняет разнообразие комплекс темнохвойных пород преимущественно из *Pinaceae*, еще не прошедших через жесткий фильтр ледниковых эпох. В ней представлены обе североамериканские таежные ели — *Picea banksii* (предок *P. glauca*) и *P. mariana*; *Abies*; *Larix* — 2 вида, включая архаичный *L. groenlandiae* из родства *L. occidentalis* (секция *Multiseriales*!); *Tsuga*; 8 видов *Pinus*, в том числе 3 из подрода *Diploxylon* и 4 из подрода *Haploxylon* (среди них 2—3 вида кедровых сосен); *Thuja occidentalis* (из *Cupressaceae*); кроме того, выглядящие экзотами в таком окружении *Metasequoia* sp. и *Sciadopitys* sp., а также *Populus*, *Salix*, древесные *Alnus* и *Betula*, *Carya*, *Comptonia*. Достаточно богато представлен и гипоарктический элемент: из кустарников — *Alnus* (*Duschekia*, *Alnobetula*) *crispa* s. l. с ее паразитом *Boschniakia rossica*, *Betula* из секции *Nanae*, кустарнички из вересковцветных — *Ledum palustre* s. l., *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Andromeda polifolia*, *Chamaedaphne*, *Oxycoccus*, *Empetrum nigrum* s. l., *Myrica gale* s. l.; из трав — *Ranunculus lapponicus*, *Selaginella selaginoides*, *Rubus arcticus*.

Но самая важная новация — это появление настоящих криофитов, ныне аркто-альпийских видов: кустарничков *Dryas octopetala*, *Cassiope tetragona* и многих трав (*Saxifraga oppositifolia*, *Oxyria digyna*, *Rumex arcticus*, *Hedysarum* sp., *Claytonia* sp., *Gastrolychnis affinis*, *Papaver* sect. *Scapiflora*, *Draba* sp.).

Реликтами более богатых флор хвойно-широколиственных лесов (в добавление к названным выше) являются также *Dulichum vespiforme* (*Cyperaceae*), *Aracites globosa* и *Epipremnum crassum* (миоценовые *Araceae*), *Alnus tertiria*, *Betula apoda*, *Tubella* sp. (*Betulaceae*), *Cleome* sp., *Polanisia* sp. (*Capparidaceae*), *Crataegus* sp., *Prunus maximowiczii* (*Rosaceae*), *Paliurus* sp. (*Rhamnaceae*), *Hypericum* sp., *Decodon* sp. (*Lithraceae*), *Aralia* sp., *Verbena* sp. (*Verbenaceae*), *Sambucus* sp., *Weigela* sp. (*Caprifoliaceae*) и др. Можно предположить, что эти виды сохранились в долинах рек и ручьев, на более богатых почвах. Территория архипелага в то время еще представляла монолитную сушу, не расчлененную проливами, перенос органических остатков с юга на север мог осуществляться реками на значительные расстояния.

Рецентный же характер придает флоре также разнообразный набор мхов, включая виды, характерные для тайги, проточных болот, пойм, сухих обрывов и т. д., около 3/4 видов обычны и в тундре. О том же спектре биотопов говорит и набор жуков.

Слои формации Бофор на западном берегу о-ва Meighen содержат богатый набор «горнотаежных» хвойных (включая несколько типов кедровых сосен), также *Sciadopitys*, мелколистный вид *Crataegus*, миоценовое ароидное *Aracites globosa*. Полно представлены гипоарктические и арктоальпийские виды. Большая часть «экзотов» отсутствует.

«Флороносные» слои формации Бофор переслаиваются морскими отложениями с моллюсками и фораминиферами тихоокеанского генезиса; они сопоставляются с III берингийской (колвилской?) трансгрессией моря около 3 млн л. н., относительно тепловодной (первое значительное раскрытие Берингова пролива), когда в Атлантику и Арктический океан хлынул поток морских моллюсков, фораминифер и водорослей из тихоокеанских филумов.

Формация Kap København на севере Гренландии надежно датируется по составу морских моллюсков, мелких грызунов, ископаемых насекомых и растений, а также палеомагнитным методом (Bennike, Böcher, 1990) — 2.5—2.0 млн л. н. Набор хвойных деревьев сокращается: *Picea mariana*, *Larix groenlandiae*, *Thuja occidentalis*, *Taxus* sp.; из лиственных деревьев — *Betula alba* s. l.; из бореальных кустарников — *Viburnum* cf. *edule*; из кустарничков — *Arctostaphylos uva-ursi*, *Oxycoccus palustris*.

Несколько расширяется набор гипоарктических видов: прибавляются *Betula nana*, *Rubus chamaemorus*, *Myrica arctogale*, *Chamaeperyclimenum suecica*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*. Дополняется и набор арктоальпийских видов: к *Dryas*, *Cassiope*, *Oxyria* прибавляются (или уточняются до вида?) простратный евтрофный кустарничек *Salix reticulata* (ныне отсутствующий в Гренландии!). травы *Papaver* sect. *Scapiflorae*, *Rumex acetosa* s. l., *Cerastium* cf. *arcticum/alpinum*, *Anemone* sp., *Gastrolychnis affinis/angustiflora*, амфиатлантический вид *Arabis alpina*. Из экзотов отмечены неогеновый *Aracites globosa*, *Carpolites* sp.; в числе «относительных экзотов» также *Taxus* sp., *Erodium* sp., комплекс водных цветковых с преобладанием однодольных. Изучение годичных колец хвойных на севере Гренландии и Канадского Арктического архипелага выявило мизерные приросты, что типично для лесотундры (Matthews, Ovenden, 1990).

Присутствие подобных комплексов флористически богатой мелколиственно-хвойной редкостойной тайги и лесотундры под 83° с. ш. исключает возможность существования в это время (до 2 млн л. н.) паковых постоянных льдов в северной части Арктического океана, а также вечной мерзлоты по крайней мере на побережьях открытого и зимой моря. Степень обезлесения ландшафтов могла быть разной, но сомкнутые леса уже не служили барьером для расселения светолюбивых арктических и гипоарктических видов. Полоса безлесного ландшафта побережий могла быть сравнительно узкой.

Появление в разных точках северного побережья таких специализированных тундровых криофитов, как *Dryas octopetala*, *Cassiope tetragona*, *Salix reticulata*, *Saxifraga oppositifolia*, говорит о том, что эти виды сформировались по крайней мере в позднем миоцене—раннем плиоцене на субарктических нагорьях — более древней части Метаарктики (Юрцев, 1968, 1977; Yurtsev, 1997), а некоторые (как *Saxifraga oppositifolia*), возможно, в альпийском поясе гор неогеновой Арктики.

При реконструкции растительности Арктики в эпоху ее первичного обезлесения следует учитывать, что формация Бофор приурочена к древней береговой (тогда еще не расчлененной проливами) низменности и полосе выноса рек, дренировавших область палеозойских карбонатных толщ территории нынешнего архипелага; последние широко распространены и на севере Гренландии. Карбонатность почв благоприятствовала расселению евтрофных (в том числе кальцефильных: *Saxifraga oppositifolia*, *Salix reticulata*) арктоальпийских кустарничков и трав, сохранению «экзотов» в долинах, делала накапливающиеся торфянистые слои менее кислыми, сдерживала разрастание сфагновых мхов. Тем не менее обилие олиготрофных гипоарктических кустарников и кустарничков и многих видов таежно-тундровых мхов говорит о широком распространении «верещатников» и кустарников как в редколесьях, так и на тундровых «полянах», об интенсивном выщелачивании почв и накоплении орга-

ногенных подушек. Перераспределение снега зимними штормовыми ветрами способствовало обособлению сухих малоснежных травянисто-кустарничковых тундр с доминированием *Dryas* и (умеренно-) многоснежных с ярусом *Cassiope tetragona*, *Salix reticulata*. На эродированных склонах и галечниках селились эксплеренты-рудералы — виды *Papaver*, *Cerastium arcticum*, *Gastrolychnis affinis*, *Arabis alpina* и др. К транзитно-аккумулятивным и аккумулятивным позициям — ложбинам стока — были приурочены травяные кустарники, рощи березы, луга с концентрацией неогеновых реликтов (подобно тому, как ведут себя неморальные виды в «тундрах» Мурманского побережья).

Наконец, обилие макроостатков водных и болотных трав свидетельствует об интенсивно проходивших стоке и заболачивании.

Сходные процессы обезлесения происходили и в плиоценовой Исландии, но с некоторым опережением (Ахметьев и др., 1978; Юрцев, 1997) из-за большей жесткости климата на родине циклонов. В интервале (5.5) 3.5—3.0 млн л. н. (слеггъюлекурский горизонт) существовала обедненная хвойная лесотундра с *Abies*, *Picea glauca* s. l., *Pinus*, *Larix occidentalis* s. l., значительным участием *Betula alba* s. l., доминированием ольховников *Alnus* (*Duschekia*) *viridis*, ивняков *Salix glauca* и др., меньшей ролью кустарников *Betula nana* s. l., широким распространением лугов, «травяных пустошей» и болот (высокая роль пыльцы трав в спорово-пыльцевых спектрах).

В промежутке от 3 до 1.8—2.0 млн л. н. (верхнетьеднесский горизонт; стратиграфическая зона Serripes) на фоне экспансии тихоокеанских бореальных моллюсков и фораминифер (в результате открытия Берингова пролива) и начала горного оледенения формируются безлесные ландшафты североатлантического типа с чередованием зарослей ольховника, ивняков *Salix glauca*, *S. lanata*, *S. phylicifolia*, ерников *Betula nana* с гипоарктическими кустарничковыми «пустошами» и северными лугами. Арктоальпийский элемент был представлен *Dryas octopetala*, *Salix herbacea* (амфиатлантический вид!), *Polygonum viviparum*. Растительность эта была близка к современной, но, вероятно, богаче флористически (ольховники!). Она вполне соответствует сценарию первичного обезлесения Арктики, по Толмачеву, при открытом зимой океане. Усилению позиций евтрофных арктоальпийцев, как и сейчас, благоприятствовало господство горных пород основного состава (базальтов, их туфов).

Во флористических комплексах, выявленных в рассмотренных выше слоях из Канадского Арктического архипелага (формация Бофор) и севера Гренландии (Kap København), нет признаков существования в то время вечной мерзлоты. Эти признаки, однако, имеются в Кутуяхской свите низовий Колымы (Крестовский разрез) в виде псевдоморфоз по ледяным клиньям (Giterman et al., 1982). Возраст кутуяхских слоев включает дату 2.5 млн л. н. — границу хрона Гаусс-Матуяма[1] (палеомагнитная датировка) с возможной амплитудой 2.7—1.8 млн л. н. (Matthews, Ovenden, 1990).

Для кутуяхских слоев реконструируется неполностью облесенный ландшафт (с минимумом облесенности в середине интервала — преобладание пыльцы трав, особенно злаков), господство лиственницы и разнообразных древесных берез, присутствие ели (возможно, последнее в позднекайнозойском разрезе), также древесной и стланиковой сосен. Еще сохраняются экзоты: *Sambucus*, *Epipremnun crassum*, *Brasenia*, другие «южные» водные травы. Заметную долю составляла пыльца ольховника, берез секции *Nanae*, ив, вересковых, отмечена пыльца *Dryas*. К слою торфа в середине интервала приурочен максимум спор *Bryales*, в другие отрезки выдвигаются сфагны. Макроостатки жуков включают обитателей слабодренированных тундр, а также виды, питающиеся на сосне и кедровом стланике. Типичные ксерофиты не выявлены.

---

[1] Интересно, что такую же датировку имеет относительно тепловодная Бигбендская трансгрессия на северном побережье материковой Канады. Отметим несовпадение характера биотических комплексов суши и моря во время некоторых морских трансгрессий, что можно объяснить ухудшением летнего климата в результате наступления сравнительно теплого моря.

Северная граница суши в то время проходила намного севернее Крестовки (шельф был осушен, формирование клиньев льда здесь может сигнализировать об эпизоде формирования зимнего азиатского антициклона, о выстуживании материка). Едва ли мерзлотные клинья формировались на побережье не покрытого льдом моря. Впечатление о слабой облесенности, возможно, усилено доминированием в древостое *Larix*, пыльца которой сохраняется слабо.

Анализ конфигурации Арктического океана и его водообмена с Тихим и Атлантическим позволяет предположить (Юрцев и др., 1978), что формирование постоянного ледового покрова должно было начаться раньше в Амеразийском суббассейне, омывающем берега Восточной Сибири, Чукотки, Аляски и западное и северо-западное побережья Канадского Арктического архипелага. Амеразийский суббассейн отделен от Еврамерийского поднятиями подводных хребтов Ломоносова и Менделеева. Формирование ледового покрова в Амеразийском суббассейне, скорее всего, имело место в одну из фаз регрессии Мирового океана, когда доступ теплым водам Тихого океана в Арктику был закрыт. Эта гипотеза (Юрцев, 1974; Юрцев и др., 1978) подлежит перекрестному тестированию различными методами. Напомню, что Kap København омывается водами Еврамерийского суббассейна, острова же Meighen, Принс-Патрик и Банкс — Амеразийского.

Рассмотренные приморские плиоценовые ландшафты Канадско-Гренландского сектора характеризуют ситуацию редкостойной тайги и лесотундры, что позволяет предположить существование в это время узкой полосы первичной тундроподобной растительности, соответствующей 1-й фазе обезлесения по Толмачеву.

Свидетельством наступления второй — эоарктической — фазы с морозными малоснежными зимами (приведшими к вымиранию неогеновых экзотов), формированием паковых льдов на море, вечной мерзлоты на суше должны служить серьезные изменения состава биоты моря и суши.

«Прикидочная» оценка Толмачева (1927) — 1 млн л. н. неожиданно нашла подтверждение в работе J. Herman и D. Hopkins (1980), пришедших к такой же датировке на основе анализа донных осадков Арктического океана. Однако в настоящее время появились серьезные основания для пересмотра этой оценки в пользу более древней — около 1.8 млн л. н., близкой к рубежу плиоцен/плейстоцен по «западной шкале».

Два круга аргументов могут быть выдвинуты в пользу подобного удревления этой оценки.

1. Появление около 1.8 млн л. н. в краевых морях шельфовой области (как в Тихоокеанском, так и в Атлантическом секторах) комплекса холодно- и мелководных (шельфовых) арктических моллюсков, эмблемой которого может служить Portlandia arctica (Gladenkov, 1979; Гладенков, личное сообщение). Они сменили арктобореальную астартовую (Astarte) фауну (утвердившуюся после 2.4 млн л. н.).

2. Серия флор примерно того же возраста из разных частей Мегаберингии, полностью лишенных экзотов, с лиственничной северной лесотундрой, формированием сплошной решетки жильных льдов, появлением криоксерофильных элементов флоры и фауны в северных безлесных и редколесных ландшафтах.

Ключевое значение имеет разрез Worth Point рядом с Duck Hauck Bluff на юго-западном выступе о-ва Банкс; выделена формация Worth Point в слоях, перекрывающих слои формации Бофор и подстилающих мощные отложения первого покровного Банксового оледенения (последнее началось около 1 млн л. н. — позже древнего оледенения гор Аляски: Vincent, 1990; Barendregt et al., 1997).

R. Barendregt с соавт. (1997) представили аргументы в пользу того, что слои с формацией Worth Point относятся к (палеомагнитному) субхрону Олдувей (1.95—1.77 млн л. н.). Мерзлота была сплошной. Комплекс бриофитов, как и набор сосудистых растений, имел вполне современный характер, типичный для евтрофной тундры (Vincent, 1990). Из сфагнов был представлен лишь *Sphagnum teres*; из печеночников — *Ptilidium ciliare*, *Lophocia quadriloba*, *Anastrophyllum minutum*; из *Polytrichaceae* — *Polytrichum strictum*, *P. juniperinum*; из *Ditrichaceae* — *Ditrichum*

flexicaule, *Distichium capillaceum*; из *Dicranaceae* — *Kiaeria glacialis*, *Dicranum leioneuron*; из *Briaceae* — *Pohlia nutans*, *Brium pseudotriquetrum* и др.; из *Aulacomniaceae* — *Aulacomnium palustre*, *A. turgidum*; из *Thuidiaceae* — *Thuidium abietinum*, *Helodium blandowii*; из других семейств назову виды *Campylium stellatum*, *Drepanocladus uncinatus* и др., виды *Calliergon*, *Tomentypnum nitens*, *Eurhynchium pulchellum*, *Rhytidium rugosum*, *Hylocomium splendens* (всего свыше 50 видов мохообразных, но только 5 видов лишайников, в их числе *Peltigera aphtosa*, *Cladonia deformis*, *Cladina rangiferina*). Древесные породы были представлены только *Larix laricina* (из продвинутой секции *Pauciseriales*); кустарники — современными, в основном берингийскими видами *Salix niphoclada*, *S. alaxensis*, *Alnus* (*Duschekia*) *crispa*, *Betula glandulosa*/*nana*; кустарнички — *Salix ovalifolia*, *Dryas integrifolia*, *Pyrola glandiflora*, *Empetrum nigrum* s. l., *Ledum decumbens*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* subsp. *minus*; травы — *Carex aquatilis*, амфиатлантический вид *Arenaria humifusa*, *Batrachium trichoplyllum*, *Ranunculus lapponicus*, *Hippuris vulgaris*, *Menyanthes trifoliata* и другие, определенные до рода: *Sparganium*, *Potamogeton*, *Carex*, *Eriophorum*, *Luzula*, *Salix*, *Stellaria*, *Nymphaea*, *Ranunculus*, *Potentilla*. В этом списке обращает на себя внимание «осовременивание» флористического набора (*Dryas integrifolia*, мелколистные северные расы брусники и голубики) при его в целом гипоарктическом характере.

В этот же возрастной и палеоэкологический ряд я готов поставить вслед за J. Matthews и L. Ovenden (1990) флоры формации Cape Deceit на северном побережье п-ова Сьюард, формации Fish Creek на северном склоне Аляски (времени завершения 3-й берингийской трансгрессии Fish Creek), слоев Wolf Valley высокого аллювия в северо-центральной части о-ва Элсмир и слоев в обнажениях к северу от Крестовского (в низовьях Колымы), промежуточных по возрасту между слоями Кутуях и Олерской свитой (1.2—1.8 млн л. н.).

В формации Cape Deceit и в аналогичных слоях разреза Wolf Valley кроме *Larix* отмечаются *Picea* и древесная береза.

Отложения последовавшего за интервалом формации Worth Point Банксовского оледенения перекрыты межледниковыми отложениями раннего—среднего плейстоцена, описанными как формация Morgan Bluff (намагниченность обратная). По составу ископаемых растений они близки к предледниковым осадкам Worth Point, добавляются *Sibbaldia procumbens*, *Comarum palustre*, *Rubus chamaemorus*, *Cassiope tetragona*, *Arctous*. Обнаружена и *Larix laricina*.

Ряд принятых (Matthews, Ovenden, 1990) возрастных оценок дискуссионны (например, Fish Creek — см. Brigham-Grette, 1997); но по крайней мере характер флоры может служить аргументом за предледниковый возраст данной лиственничной лесотундры в Берингии и на северных территориях. Факт формирования северной границы леса лиственницей секции *Pauciseriales* в Америке чрезвычайно интересен, поскольку сейчас эта граница образована видами ели, большей частью белой елью *Picea glauca*, на востоке — черной елью *Picea mariana*, *Larix laricina* же повсеместно оттеснена на лесные болота (muskeg), где успешно выдерживает конкуренцию с черной елью. Очевидно, при первичном становлении границы леса на 2-й фазе — фазе континентализации зим — лиственница оказалась более устойчивой. Это происходило до раннеплейстоценового материкового оледенения, уничтожившего леса на севере Америки (но, возможно, не на севере Восточной Сибири!). В последующем в Северной Америке и Восточной Европе, в областях более мягких зим, ели смогли вернуть утраченные позиции на северных равнинах.

Итак, приближенная оценка времени становления арктических ландшафтов современного типа — начало плейстоцена по западной шкале, т. е. после 1.8 млн л. н. Последующие криоксерические ландшафты, соответствующие олерской свите в низовьях Колымы (вдали от древнего побережья и не полностью обезлесенные), могут служить косвенным свидетельством закрытия Берингова пролива и ужесточения ледовой обстановки в Арктической акватории.

Добавлю, что биота карбонатных и ацидных ландшафтов в одной и той же климатической обстановке должна была существенно отличаться, поэтому весьма актуально проследить ряды палеогеографических смен в тех и других.

Итак, современная дифференциация Арктики в широком смысле как северной полярной холодной безлесной области на центральную подобласть (собственно Арктику, омываемую Северным Ледовитым океаном) и две краевые океанические: Северо-Атлантическую и Северо-Притихоокеанскую (своеобразие которых оценено Е. М. Лавренко на уровне самостоятельных ботанико-географических областей) как бы отображает два крупных этапа становления арктических флор и ландшафтов, постулированных А. И. Толмачевым в 1961 г. Этому соответствует дизъюнктивный ареал некоторых океанических криофильных видов, таких как *Harrimanella hypnoides* в Северной Атлантике и *H. stelleriana* в Северной Пацифике (род включает в себя 2 вида). Существует мнение, что многие своеобразные автохтоны Арктики из числа морских организмов, например морских водорослей, после формирования постоянного ледового покрова в Арктическом океане вымерли в нем, но сохранились в северных, более холодоводных частях Атлантического и Тихого океанов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ахметьев М. А., Братцева Т. М., Гитерман Р. Е. и др. Стратиграфия и флора позднего кайнозоя Исландии. М., 1978. 188 с.

Лавренко Е. М. Основные черты ботанико-географического разделения СССР и сопредельных стран // Проблемы ботаники. М.; Л., 1950. Т. 1. С. 530—548.

Лавренко Е. М. Возраст ботанических областей внетропической Евразии // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1951. № 2. С. 17—28.

Толмачев А. И. О происхождении тундрового ландшафта // Природа. 1927. № 9. С. 697—718.

Толмачев А. И. Флора центральной части Восточного Таймыра // Тр. Полярной Комиссии. 1932. Вып. 8. 126 с.

Толмачев А. И. К истории развития флор Советской Арктики // Ареал. М.; Л., 1952. Вып. 1. С. 13—19.

Толмачев А. И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л., 1954. 155 с.

Толмачев А. И. Проблема происхождения арктической флоры и истории ее развития // II Делегат. съезд РБО: Тез. докл. Вып. III. Секция флоры и растительности. Л., 1957. С. 50—52.

Толмачев А. И. Роль миграций и автохтонного развития в формировании высокогорных флор земного шара // Проблемы ботаники. М.; Л., 1960. Т. 5. С. 18—31.

Толмачев А. И. Автохтонное ядро арктической флоры и ее связи с высокогорными флорами Северной и Центральной Азии // Проблемы ботаники. М.; Л., 1962. Т. 6. С. 55—65.

Толмачев А. И. Теоретические проблемы изучения флоры Арктики // Проблемы Севера. М.; Л., 1964. Вып. 8. С. 5—18.

Толмачев А. И., Юрцев Б. А. История арктической флоры в связи с историей Северного Ледовитого океана // Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л., 1970. С. 87—100.

Юрцев Б. А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. М.; Л., 1966. 94 с. (Комаровские чтения; Вып. 19).

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Л., 1968. 235 с.

Юрцев Б. А. Вопросы происхождения темнохвойной тайги в свете новейших палеоботанических исследований // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 11. С. 1455—1469.

Юрцев Б. А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л., 1974. 159 с.

Юрцев Б. А. О соотношении арктической и высокогорных субарктических флор // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л., 1977. С. 125—138.

Юрцев Б. А. Развитие идей и научных начинаний А. И. Толмачева в современной ботанике // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 6. С. 1—18.

Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9—104.

Ager T. Alaska vegetation: what the fossil record of the past 20 million years shows // Alaska Geographic. 1994. Vol. 21. N 4. P. 38—53.

Ager T., White J. The history of Late Tertiary floras and vegetation change in Beringia based on the fossil records of northwestern Canada, Alaska, and Northeastern Asia // Program and Abstracts. Beringian Paleoenvironments Workshop. Florissant, Colorado, 1997. P. 12—14.

Barendregt R. W., Vincent J.-S., Irving E., Backer J. A terrestrial record of climatic fluctuations during the Quaternary: magneto- and biolithostratigraphic evidence from Banks Island, Western Canadian Arctic Archipelago // Там же. 1997. P. 27.

Bennike O., Böcher J. Forest-tundra neighboring the North Pole: plant and insect remains from the Plio-Pleistocene Kap København Formation, North Greenland // Arctic. 1990. Vol. 43. N 4. P. 331—338.

Brigham-Grette J. The age of the Fishcreekian transgression and the last warm Pliocene interglacial // Program and Abstracts. Beringian Paleoenvironments Workshop. Florissant, Colorado, 1997. P. 38—39.

Fyles J. G. Beaufort Formation (Lat Tertiary) as seen from Prince Patric Island, Arctic Canada // Arctic. 1990. Vol. 43. N 4. P. 393—403.

Giterman R. E., Sher A. V., Matthews J. V., Jr. Comparison of the development of tundra-steppe environment in west and east Beringia: polen and macrofossil evidence from key sections // Paleoecology of Beringia. New York, 1982. P. 43—73.

Gladenkov Y. B. Comparison of late Cenozoic Molluscan Assemblages in northern regions of the Atlantic and Pacific Ocean // International Geology Review. 1979. Vol. 21. P. 880—890.

Herman Y., Hopkins D. M. Arctic oceanic climate in Late Cenozoic time // Science. 1980. Vol. 209. P. 557—562.

Hills L. V. Beaufort Formation, northwestern Banks Island, District of Franklin // Report of activities. Part A. Geological Survey of Canada. 1969. Paper 69—1A. P. 204—207.

Matthews J. V., Ovenden L. E. Late Tertiary plant macrofossils in Arctic/Subarctic North America: a review of the data // Arctic. 1990. Vol. 43. № 4. P. 363—392.

Vincent J.-S. Late Tertiary and Early Pleistocene deposits and history of Banks Island, Southwestern Canadian Arctic Archipelago // Arctic. 1990. Vol. 43. N 4. P. 339—363.

Yurtsev B. A. Floristic division of the Arctic // J. Veg. Sci. 1994. Vol. 5. N 6. P. 765—776.

Yurtsev B. A. Analysis of evolutionary differentiation in some key arctic-alpine taxa: *Dryas*, *Oxytropis* sect. *Arctobia* and *Taraxacum* sect. *Arctica* // Opera botanica. 1997. N 132. P. 27—37.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 9 II 1999

SUMMARY

The Arctic in the broader sense (as the cold treeless northern polar region) can be divided into the Central subregion, the Arctic proper (the islands and coasts of the permanently ice-covered ocean with permafrost, the dominance of tundra vegetation, dramatic features of climatic continentality, the cryophyte flora) and two marginal oceanic subregions: North Atlantic and North Pacific ones — with the absence of permafrost, the predominance of meadow and heath (meadow-shrubby) vegetation, permanently open sea, mild humid winters, an increased proportion of nonarboreal boreal species in flora. A. I. Tolmachev (1964) suggested a hypothesis that a primary deforestation of the Arctic occurred owing to the cooling of the summer climate at a still free of ice in winter ocean and the landscapes of the Aleutian type. The further cooling led to the formation of permanent ice cover over the Arctic Ocean, the estalishment of the winter arctic anticyclone with frosty, poor in snow winters, the permafrost, the development of the arctic flora and vegetation of the modern type. This hypothesis of a two-stages deforestation of the Arctic got then a good support from the paleobotanical (macrofossils, pollen spectra) and paleontological (sea macro- and micro-fauna; terrestrial rodent fauna), also paleomagnetic data on the high-Arctic ancient coast of the Canadian Arctic Archipelago and North Greenland. The stage of the primary, floristically rich conifer forest-tundra was found out (the Beaufort Formation, the Kap København Formation; 3—2 mln. y. a.), followed by that of poorer, free of «exotic taxa» larch forest-tundra with continuous permafrost (Worth-Point Formation; 1.8 mln. y. a.).

УДК 581.526.425 (470.2) : 581.55

© В. И. Василевич

МЕЛКОЛИСТВЕННЫЕ ЛЕСА СЕВЕРО-ЗАПАДА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ: ЦИКЛЫ РАСТИТЕЛЬНЫХ АССОЦИАЦИЙ

V. I. VASILEVICH. DECIDUOUS SECONDARY FORESTS IN NORTH-WEST PART OF EUROPEAN RUSSIA: CYCLES OF PLANT ASSOCIATIONS

Ассоциации березовых, осиновых и сероольховых лесов были объединены в циклы ассоциаций по сходству экологии доминирующих видов травяного яруса. Выделено 6 циклов: черничный, кисличный, лесновейниковый, олуговелый, неморальнотравный, влажнотравный. Ассоциации внутри циклов сравнивали по видовому составу, доминирующим видам и набору флористически однородных групп геоботанических описаний. Сероольшатники отсутствуют в черничном цикле. Олуговелый березняк сильно отличается от осинника и сероольшатника этого цикла, в последних двух имеются только сообщества с доминированием щучки. В остальных циклах березняки и осинники весьма близки друг к другу, а сероольшатники отличаются от них довольно сильно. Ряд ассоциаций не вошел в циклы, это Calluno-Betuletum, Chelidonio-Alnetum, Chaerophyllo-Alnetum, Urtico-Alnetum.

Ключевые слова: березовые леса, осиновые леса, сероольховые леса, классификация, растительные ассоциации, циклы ассоциаций.

За последние несколько лет в Лаборатории растительности лесной зоны Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН были разработаны классификации березовых (Василевич, 1996, 1997), осиновых (Бибикова, 1998) и сероольховых (Василевич, 1998) лесов северо-запада Европейской России в основном по материалам, собранным на территории Ленинградской, Новгородской и Псковской областей. При создании этих классификаций был использован разработанный нами полуколичественный подход доминантно-флористической классификации растительности. Этот подход заключается в выделении предварительных групп геоботанических описаний по преобладанию в травяно-кустарничковом ярусе лесов одного вида или группы экологически близких видов. Затем для предварительных групп описаний выделяются группы дифференциальных видов, имеющих сходную экологию, и проверяется однородность распределения дифференциальных групп видов внутри этих групп описаний при помощи критерия Кокрена. Таким путем проводилось выделение флористически однородных групп геоботанических описаний. Эти группы сравнивались друг с другом по сходству флористического состава и объединялись в растительные ассоциации; при этом в одну ассоциацию могли быть включены однородные группы описаний из разных предварительных групп, т. е. имеющие разные доминирующие виды (Василевич, 1995).

После проведения классификации в пределах отдельных формаций мелколиственных лесов встала задача сравнить аналогичные ассоциации в разных формациях и выяснить возможности объединения ассоциаций с разными доминантами в древесном ярусе.

Для этого можно использовать понятие циклов В. Н. Сукачева (1934), которые объединяют ассоциации из разных формаций с разными доминантами в древесном ярусе, но сходные по строению и составу нижних ярусов. С. Я. Соколов (1931) использовал для этого понятие серии, но этот термин неудобен, так как часто под серией понимают динамический ряд растительных сообществ. Выделяя такие циклы,

как черничники, кисличники, долгомошники, сфагновые, подчеркивали, что ассоциации одного цикла занимают сходные местообитания, но при этом не анализировали различия между ассоциациями внутри цикла: что специфическое вносит каждый древесный доминант в среду сообщества и его флористический состав.

Позднее Соколов (1962) предложил более детальную систему единиц, объединяющих лесные ассоциации с разными доминантами в древесном ярусе: 1) серия — совокупность ассоциаций, сходных по строению всех ярусов, кроме доминирующего; 2) цикл — совокупность серий, имеющих несколько (обычно два) физиономически сходных подчиненных ярусов, построенных одними доминирующими видами; 3) специесцикл — совокупность циклов, в схожем подчиненном ярусе которых доминирует один вид; 4) генусцикл — совокупность циклов, схожий подчиненный ярус которых построен видами, относящимися к одному роду, со сходными биоморфами; 5) биоморфцикл — схожий подчиненный ярус построен одной биоморфой.

Эта система логически стройная, но весьма формальная и довольно трудно осуществимая на практике. Иногда отдельными единицами из нее геоботаники пользовались при построении классификаций. Главный ее недостаток заключается в том, что она тесно привязана к доминирующим видам и биоморфам. В нашей классификации в одной ассоциации могут доминировать разные, но экологически сходные виды, которые не обязательно должны относиться к одной биоморфе.

Используя далее понятие цикла, мы рассматриваем его как объединение растительных ассоциаций, нижние ярусы которых сформированы экологически близкими видами и, как следствие этого, занимающими сходные экотопы. Это позволяет сравнивать ассоциации одного цикла, устанавливать специфику средообразующего воздействия разных древесных доминантов.

В данной работе мы не удовлетворились выделением циклов, но постарались проанализировать не только то, какие ассоциации входят в каждый цикл, но и то, чем отличаются эти ассоциации друг от друга.

1. Черничный цикл состоит из двух ассоциаций: березняка черничного (Myrtillo-Betuletum) и осинника черничного (Myrtillo-Tremuletum). Черничные сероольшатники в настоящее время на северо-западе не встречаются, но А. А. Ниценко (1972) приводит их по описаниям, сделанным в 1940—1950-х гг. Сравнение этих двух ассоциаций по постоянству видов всех ярусов показало, что заметных различий между ними очень мало: *Melampyrum pratense*[1] имеет более высокое постоянство в березняке, а *Oxalis acetosella* — в осиннике. Можно предполагать, что осинники имеют несколько более богатые почвы, но это не приводит к серьезному обогащению их флористического состава. Это результаты сравнения ассоциаций в целом.

Myrtillo-Betuletum включает в себя 3 флористически однородные группы геоботанических описаний: луговиковую, бедную и богатую, а Myrtillo-Tremuletum — только бедную и богатую. Луговиковая группа описаний характеризуется высоким обилием *Lerchenfeldia flexuosa* и имеет только 2 дифференцирующих вида — *Veronica chamaedrys* и *Potentilla erecta*. Это говорит о несколько более высокой освещенности под пологом луговиковых березняков.

Богатые варианты березняка и осинника заметно отличаются друг от друга по составу дифференцирующих видов. Общими являются *Angelica sylvestris, Convallaria majalis* и *Rhytidiadelphus triquetrus*. Остальные дифференциальные виды свидетельствуют о повышенном богатстве почвы при том же уровне увлажнения, что и в бедных черничниках. Учитывая высокое случайное варьирование флористического состава всех типов растительных сообществ, эти варианты березняка и осинника черничных можно считать аналогичными.

Наиболее существенное различие между ассоциациями этого цикла состоит в отсутствии в осиннике луговикового варианта. Эта группа описаний малочисленна, и ее наличие не сказалось на средних характеристиках ассоциации. *Lerchenfeldia*

[1] Названия видов приведены по сводке С. К. Черепанова (1995).

flexuosa не бывает обилен в осинниках, а это свидетельствует о том, что экологическая амплитуда березняка черничного простирается несколько дальше в сторону бедных и кислых почв по сравнению с осинником.

2. Кисличный цикл состоит из 3 ассоциаций: березняка, осинника и сероольшатника кисличных (Oxalido-Betuletum, Oxalido-Tremuletum и Oxalido-Alnetum incanae). Во всех 3 ассоциациях сохраняется основное ядро бореальных таежных видов, свойственных кисличникам, в том числе *Equisetum sylvaticum* и *Athyrium filix-femina*. Эти виды геоботаники нередко рассматривают как показатели более сильного, чем в кисличниках, увлажнения почв, но в действительности их экологическая амплитуда целиком охватывает местообитания кисличного типа.

Кроме того, березняк и осинник имеют еще большую группу общих бореальных видов: *Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea, Gymnocarpium dryopteris, Dryopteris austriaca, Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens*. Для этих ассоциаций характерно также высокое постоянство видов вейникового цикла: *Calamagrostis arundinacea, Rubus saxatilis, Convallaria majalis, Melica nutans*. Осинник отличается от березняка не сильно, значительно выше постоянство в осиннике только у *Geranium sylvaticum* и *Aconitum septentrionale*.

Сероольшатник кисличный очень существенно отличается от соответствующих березняка и осинника. Значительная часть бореальных таежных видов в нем отсутствует. С низким постоянством встречается группа *Calamagrostis arundinacea*. Видовой состав сероольшатника значительно беднее. Видов с высоким постоянством, свойственных сероольшатнику кисличному, мало: *Padus avium* (в подросте), *Geum urbanum, Galeopsis bifida*. Сероольшатник кисличный — это, несомненно, другая ассоциация.

Обогащение почвы азотом не приводит к увеличению видового богатства. Видимо, сказывается более высокое затенение ярусом серой ольхи и разрастание небольшого числа нитрофильных видов. О различиях в напряженности корневой конкуренции в литературе никаких сведений нет.

Все ассоциации этого цикла имеют довольно сложную структуру и состоят из большого числа флористически однородных групп. Сравнение ассоциаций по набору однородных групп и их флористическому составу позволяет выявить дополнительные различия между ассоциациями, которые в ряде случаев затушевываются в средних характеристиках ассоциаций. Основное различие березняка и осинника кисличных заключается в том, что в осиннике выделены две группы описаний с высоким обилием в травяном ярусе *Gymnocarpium dryopteris*: бедная и богатая. Таких групп в березняке нет. Группа богатого кисличного осинника и группа богатого мелкопапоротникового осинника имеют очень близкий состав дифференцирующих групп видов, из 10 видов общими являются 7: *Paris quadrifolia, Angelica sylvestris, Geranium sylvaticum, Viola riviniana, Convallaria majalis, Aconitum septentrionale, Aegopodium podagraria*. Бедная кисличная и бедная мелкопапоротниковая группы дифференциальных видов не имеют. Здесь мы встречаемся со случаем параллельного варьирования растительности, когда добавление содоминанта не вызывает заметных изменений в флористическом составе яруса.

Во все 3 ассоциации входят группы с доминированием *Athyrium filix-femina*, но в сероольшатнике таких групп 3: атириевая сухая, влажная и неморальнотравная. Это свидетельствует о более сильных позициях *A. filix-femina* в сероольшатнике. Группа с доминированием малины имеется только в сероольшатнике. Этот нитрофильный вид широко распространен только в сероольшатниках.

3. Лесновейниковый цикл включает в себя по одной ассоциации березняков, осинников и сероольшатников (Calamagrostio arundinaceae—Betuletum, Calamagrostio arundinaceae—Tremuletum, Pteridio-Alnetum incanae). Ассоциации этого цикла отличаются преобладанием в травяном ярусе *Calamagrostis arundinacea, Rubus saxatilis, Pteridium aquilinum, Convallaria majalis* и имеют большое число общих постоянных

видов. Это прежде всего группа бореальных видов: *Maianthemum bifolium, Trientalis europaea, Solidago virgaurea, Luzula pilosa, Dryopteris carthusiana, Oxalis acetosella.* Виды группы *Calamagrostis arundinacea* постоянны во всех 3 ассоциациях, из них только *Rubus saxatilis* имеет низкое постоянство в сероольшатнике. Для всех ассоциаций этого цикла характерно высокое постоянство таких видов осветленных лесов, как *Fragaria vesca* и *Veronica chamaedrys.* Со средним постоянством во всех ассоциациях встречаются *Aegopodium podagraria, Stellaria holostea, Paris quadrifolia, Viola riviniana.*

Березняк и осинник объединяет довольно большая группа видов. В нее входят бореальные виды (*Vaccinium vitis-idaea, V. myrtillus, Melampyrum pratense, M. sylvaticum, Pleurozium schreberi*), что сближает эти леса с лесами черничной серии и свидетельствует об относительной бедности почв. В то же время в этих лесах постоянно встречаются *Angelica sylvestris, Geranium sylvaticum, Cirsium heterophyllum.* Эти виды дифференцируют богатые варианты соответствующих ассоциаций. Их наличие в березняках и осинниках этого цикла свидетельствует о том, что экологическая амплитуда этих ассоциаций шире, чем сероольшатника орлякового, в котором богатый вариант отсутствует. Между березняком и осинником этого цикла существенных различий во флористическом составе не выявлено.

Сероольшатник этого цикла отличается высоким постоянством видов, свойственных всем сероольшатникам: *Rubus idaeus, Urtica dioica, Moehringia trinervia*, которые являются нитрофилами и отражают богатство почвы азотом.

Таким образом, березняк и осинник лесновейниковые имеют очень близкий флористический состав, и их можно объединять в одну ассоциацию с позиций чисто флористической классификации, но сероольшатник орляковый отличается от них очень существенно.

Березняк и осинник этого цикла широко распространены на территории северо-запада. Обе ассоциации включают в себя богатые и бедные варианты. Богатые варианты имеют большое число дифференцирующих видов, среди которых встречается ряд неморальных видов и видов богатых почв. Различия в видовом составе дифференцирующих видов в березняке и осиннике значительны, но экологическое содержание весьма сходно. Не вызывает сомнений хорошее соответствие экологических амплитуд этих ассоциаций. В сероольшатнике этот цикл представлен слабо, в нашем распоряжении было только 11 описаний, в большинстве которых доминировал орляк. Эта группа описаний оказалась флористически однородной, и ассоциация в целом больше соответствует бедному варианту березняка и осинника.

4. Олуговелый цикл представлен березняком олуговелым, осинником и сероольшатником щучковыми (Agrostio-Betuletum, Deschampsio-Tremuletum и Deschampsio-Alnetum incanae). Этот цикл хорошо выражен только в березняках, а осинник и сероольшатник включают лишь небольшие группы описаний. Березняк олуговелый содержит следующие флористически однородные группы описаний: *Agrostis tenuis, Fragaria vesca, Equisetum pratense, Calamagrostis epigeios,* а также сухие группы с доминированием *Equisetum sylvaticum* и *Deschampsia cespitosa.* Влажные группы с хвощом лесным и щучкой отнесены к другой ассоциации — березняку влажнотравному. Осинник и сероольшатник включают в себя только сообщества с преобладанием щучки.

Березняк олуговелый имеет небольшое число видов с высоким постоянством: *Angelica sylvestris, Deschampsia cespitosa, Fragaria vesca, Veronica chamaedrys.* Он отличается средним постоянством большого числа луговых видов, отсутствующих в осиннике и сероольшатнике: *Campanula patula, Alchemilla acutiloba, Phleum pratense, Hypericum tetrapterum, Carex pallescens, Anthoxanthum odoratum, Poa pratensis, Achillea millefolium, Knautia arvensis, Leucanthemum vulgare, Galium mollugo.* Березняк наиболее богат настоящими луговыми видами. Олуговение в осиннике и сероольшатнике выражено гораздо слабее. Щучка, конечно, преимущественно луговой вид, ее экологический и фитоценотический оптимумы находятся в луговых сообщес-

твах, но она часто встречается в разных типах леса, и даже когда ее покрытие велико, это не сопровождается появлением каких-то других луговых видов.

Существует небольшая группа видов, имеющих сравнительно высокое постоянство в березняке и осиннике: *Vicia sepium, Succisa pratensis, Agrostis tenuis, Melampyrum nemorosum*. Это свидетельствует о несколько большем олуговении осинника по сравнению с сероольшатником.

Осинник и сероольшатник содержат ряд видов (*Cirsium palustre, Viola palustris*), которые свидетельствуют о более влажных условиях в этих ассоциациях. Видов, постоянных только в сероольшатнике, мало (*Anthriscus sylvestris, Geum rivale, Carex leporina, Lysimachia vulgaris*), но из-за малого числа описаний трудно сделать какие-либо выводы.

Цикл олуговелых мелколиственных лесов оказывается весьма неоднородным и по видовому составу, и по условиям среды. В этом случае объединение каких-либо ассоциаций внутри цикла недопустимо. Почему олуговение травяного яруса хорошо выражено только в березняке? Средняя сомкнутость крон в олуговелом березняке 0.63, а в осиннике и сероольшатнике — 0.73 и 0.78 соответственно. Олуговелый березняк имеет гораздо более разреженный древесный ярус, что и определяет появление в травяном ярусе луговых видов. Часть олуговелых березняков, несомненно, испытывает воздействие выпаса. Они нередко располагаются по краям дорог и луговых массивов, но другая часть находится в центре больших лесных массивов, вдали от дорог и населенных пунктов, где выпас полностью исключен. Видимо, эти березняки с самого начала своего развития имели пониженную сомкнутость древостоя. Такой путь восстановления растительности В. С. Ипатов и Л. А. Кирикова (1997) называют аберрационно-демутационным рядом. Малое число описаний в сероольшатнике и осиннике щучковом не дало возможности выявить там такие ряды.

5. Неморальнотравный цикл включает в себя 5 растительных ассоциаций: березняк неморальнотравный (Aegopodio-Betuletum), осинник неморальнотравный (Nemoriherboso-Tremuletum), осинник аконитовый (Aconito-Tremuletum), сероольшатник неморальнотравный (Galeobdolo-Alnetum incanae), сероольшатник снытевый (Aegopodio-Alnetum incanae). В травяном ярусе этих ассоциаций значительную роль играют виды, фитоценотический оптимум которых находится в широколиственных лесах. Внутри этой группы видов существует значительная фитоценотическая замещаемость, вследствие чего общих постоянных видов для этого цикла мало.

В отличие от олуговелого цикла нет оснований говорить о существенных различиях в экологических амплитудах березняков, осинников и сероольшатников этого цикла. Различия в результатах классификации в разных формациях определяются разной представленностью в наших материалах описаний с разными доминирующими видами травяного яруса, которые хотя и являются фитоценотически замещающими, но на краях экологической амплитуды могут и расходиться.

Для того чтобы выделить ассоциацию или флористически однородную группу геоботанических описаний, нужно иметь достаточно большое число описаний. Березняки рассматриваются нами как одна ассоциация отчасти и потому, что они представлены 48 описаниями, а осинники — 210 и сероольшатники — 104. Конечно, эту выборку описаний нельзя считать репрезентативной, но соотношение числа описаний в этом цикле, как и в других, в какой-то мере отражает роль соответствующих ассоциаций в растительном покрове.

Ассоциация Aconito-Tremuletum отличается от остальных ассоциаций этого цикла высоким постоянством бореальных видов (*Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea, Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens, Rhytidiadelphus triquetrus*), а также видов, свидетельствующих о высоком богатстве почвы, но неморальными не являющихся (*Milium effusum, Aconitum septentrionale, Trollius europaeus, Actaea spicata, Cirsium heterophyllum*). Эта ассоциация не очень богата неморальными видами, из них только *Pulmonaria obscura* имеет высокое постоянство. Это южная ассоциация богатых почв, не связанная непосредственно с широколиственными лесами.

В определенной степени аналогичное положение занимает ассоциация Aegopodio-Alnetum. Она объединяет сообщества, в которых обилен *Aegopodium podagraria*, а собственно неморальные травянистые виды отсутствуют или имеют невысокое постоянство. Сныть часто встречается вместе с неморальными видами благодаря высокой требовательности к богатству почвы, нередко доминирует в широколиственных лесах, но на севере ареала неморальнотравных лесов сныть идет гораздо дальше на север, чем чисто неморальные виды. В северной части подзоны южной тайги и на юге средней тайги она может доминировать в лесах без сопровождения неморальных видов.

Остальные 3 ассоциации — осинник, березняк и сероольшатник неморальнотравные — не отличаются заметным образом по постоянным видам от двух вышерассмотренных. Лишь *Stellaria holostea* и *Asarum europaeum* имеют более высокое постоянство в этих ассоциациях. По группе неморальных травянистых видов их отличия от остальных ассоциаций этого цикла достаточно определенны.

Березняки и осинники этого цикла весьма значительно отличаются от сероольшатников. Прежде всего в березняках и осинниках значительно выше постоянство группы бореальных лесных видов (*Maianthemum bifolium, Trientalis europaea, Luzula pilosa, Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea*) и видов лесновейниковой группы (*Calamagrostis arundinacea, Rubus saxatilis, Melica nutans*), а также ряда видов, свидетельствующих о высоком богатстве почвы (*Angelica sylvestris, Viola riviniana, Milium effusum, Rhytidiadelphus triquetrus*). Для сероольшатников этого цикла характерно высокое постоянство нитрофильных видов, свойственных всем сероольшатникам (*Rubus idaeus, Urtica dioica, Anthriscus sylvestris, Stellaria nemorum*). Как и в предыдущих циклах, сероольшатники весьма существенно отличаются от березняков и осинников по флористическому составу.

Неморальнотравный цикл оказался весьма сложным по своему составу, но это связано прежде всего с тем, что он занимает наиболее богатые почвы при умеренном увлажнении, а этим определяется высокое варьирование состава травяного яруса.

6. Влажнотравный цикл включает в себя 6 ассоциаций: березняк влажнотравный (Lysimachio-Betuletum), березняк серовейниковый (Calamagrostio canescentis—Betuletum), березняк таволговый (Filipendulo-Betuletum), осинник серовейниковый (Calamagrostio canescentis—Tremuletum), осинник таволговый (Filipendulo-Tremuletum), сероольшатник таволговый (Filipendulo-Alnetum incanae). Этот цикл объединяет слабо заболоченные леса, в травяном ярусе которых наряду с видами незаболоченных бореальных лесов (мезофитами) существенную роль играют гигромезофиты и мезогигрофиты. В этом цикле слабо представлены осинники, так как осина избегает заболоченных местообитаний.

Во всех ассоциациях этого цикла довольно постоянны следующие виды: *Dryopteris carthusiana, Equisetum sylvaticum, Athyrium filix-femina, Deschampsia cespitosa, Filipendula ulmaria, Ranunculus repens, Lysimachia vulgaris*. Это свидетельствует о достаточно высокой общности флоры ассоциаций цикла и его экологической определенности.

Наиболее сильными отличиями по флористическому составу, как и в других циклах, отличается сероольшатник. Эти отличия в основном отрицательные: отсутствует большая группа бореальных таежных видов и виды, свойственные серовейниковым лесам.

Две серовейниковые ассоциации, березняк и осинник, представляют собой начало ряда заболачивания мелколиственных лесов. Они отличаются относительной бедностью видового состава, для них характерны только *Calamagrostis canescens, Carex cinerea, Salix cinerea*.

Ассоциации этого цикла достаточно четко различаются по уровню богатства почвы и ее увлажнению. Березняк и осинник серовейниковые, с одной стороны, березняк и осинник таволговые — с другой, имеют достаточно высокие флористические различия.

Не все выделенные ассоциации мелколиственных лесов вошли в эти циклы. Не имеет аналогов в других формациях ассоциация березняк вересковый (Calluno-Betuletum), так как только береза может поселяться на вырубках в сосняках брусничных зеленомошных, да и она отличается там низкой жизненностью и быстро отмирает. Такие березняки встречаются редко. В местообитаниях сосняков брусничных динамика обычно идет без смены пород.

Несколько ассоциаций сероольшатников также не вошли в циклы из-за своего своеобразия, связанного с особенностями преобразования среды *Alnus incana*. Это сероольшатник чистотеловый (Chelidonio-Alnetum), сероольшатник бутеневый (Chaerophyllo-Alnetum) и сероольшатник крапивный (Urtico-Alnetum). Первые две ассоциации встречаются довольно редко, а сероольшатник крапивный является широко распространенной ассоциацией.

Более заболоченные ассоциации березняков: Sphagno girgensohnii—Betuletum, Sphagno angustifolii—Betuletum и Callo-Betuletum произрастают в таких условиях увлажнения, которые полностью исключают осину и почти полностью *Alnus incana* (асс. Sphagno-Alnetum incanae встречается крайне редко). Такие ассоциации березняков следует рассматривать в циклах вместе с ельниками, сосняками и черноольшатниками.

Проведенная работа по сравнению ассоциаций мелколиственных лесов показала, что некоторые ассоциации березняков и осинников имеют очень близкий флористический состав при сходном наборе доминирующих видов травяного яруса. Такие ассоциации в принципе можно объединять, так как в этом случае березу и осину можно рассматривать как фитоценотически замещающие древесные породы. Таким путем можно достигнуть некоторого сокращения числа ассоциаций, но это не компенсируется потерей стройности системы. К тому же преобладающая древесная порода — весьма серьезный признак лесных сообществ, который по возможности следует отражать в классификации.

Объем растительных ассоциаций должен быть таким, чтобы при обозримом числе единиц можно было строить различные их ряды: экологические, географические, динамические и т. д. Построение иерархической системы синтаксонов — необходимый момент в свертывании информации о разнообразии растительности, но не стоит переоценивать роль такой системы. В флористической системе классификации по Браун-Бланке используются 4 основных уровня иерархии: класс, порядок, союз, ассоциация. При этом исходят из того, что существуют крупные группы видов с широкой экологической амплитудой, характеризующие классы, группы видов с менее широкой амплитудой, характеризующие порядки и союзы, и, наконец, группы видов с узкой амплитудой, характеризующие ассоциации.

В действительности виды не делятся на относительно дискретные группы как по положению их фитоценотических и экологических оптимумов (например, ксерофиты, мезофиты и т. д.), так и по широте их экологических амплитуд. В связи с этим характерные группы видов классов, порядков и союзов оказываются очень расплывчатыми. Многие из этих видов непостоянны в тех синтаксонах, которые они характеризуют, а многие заходят в другие синтаксоны того же уровня. Положение синтаксонов в иерархической системе нередко несет мало полезной фитоценотической и экологической информации. Этим и объясняются постоянные перестройки системы. Разумеется, этот дефект свойствен и другим иерархическим классификационным системам растительности. При чисто доминантном подходе положение синтаксона в системе задается более жестко, но и при этом многие трудности остаются.

В этой работе была предпринята попытка реализовать другой подход: провести сравнение выделенных ассоциаций с разными древесными доминантами, но занимающими сходные местообитания. Это, по сути дела, один из вариантов ординации. Возможны разные варианты ординации, использование разных осей, построение дву- и трехмерных ординаций (большое число осей, рассматриваемых одновременно, трудно интерпретировать). Таким путем можно получить разностороннюю информацию об отношениях синтаксонов друг к другу. Л. Г. Раменский (1925) кроме широко

известного принципа непрерывности растительного покрова предложил принцип его многомерности. Он понимал под этим то, что варьирование растительности всегда идет по многим направлениям, в связи с чем каждая единица растительности оказывается связанной со многими другими по осям изменений разных факторов среды. Вместо построения иерархической классификации он считал более перспективной координацию растительных сообществ, упорядочение их по самым разным рядам. Этот подход до сих пор сравнительно слабо реализуется в геоботанике, несмотря на большое число работ по ординациии растительности. Иерархическая классификация нужна прежде всего как способ обобщения разнообразия растительности на разных уровнях, быстрого поиска тех или иных единиц, но одна классификация недостаточна для выяснения реальных отношений между единицами растительности.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 95-11373).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бибикова Т. В. Классификация осиновых лесов северо-запада России // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 3. С. 48—57.

Василевич В. И. Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 6. С. 28—39.

Василевич В. И. Незаболоченные березовые леса северо-запада Европейской России // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 11. С. 1—13.

Василевич В. И. Заболоченные березовые леса северо-запада Европейской России // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 11. С. 19—29.

Василевич В. И. Сероольшатники Европейской России // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 8. С. 28—42.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология. СПб., 1997. 316 с.

Ниценко А. А. Типология мелколиственных лесов европейской части СССР. Л., 1972. 138 с.

Раменский Л. Г. Основные закономерности растительного покрова и их изучение. Воронеж, 1925. 27 с.

Соколов С. Я. Типы леса восточной части Баково-Варавинского учебно-опытного леспромхоза // Природа и хоз-во учеб. леспромхозов Лесотехн. акад. 1931. Вып. 2. С. 115—251.

Соколов С. Я. Таксономия лесных ассоциаций // Пробл. ботаники. 1962. Вып. 6. С. 110—123.

Сукачев В. Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л., 1934. 614 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 902 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 26 II 1999

SUMMARY

Plant associations of birch, aspen and white alder forests were included into 6 association cycles: bilberry, wood sorrel, red grass, meadow-like, nemoral herb, moist herb. Associations within cycles were compared on the basis of species composition, dominant species and set of floristically homogeneous groups of phytosociological releves. White alder forests are absent in bilberry cycle. Meadow-like birch forest is very distinct from corresponding aspen and white alder forests. In the rest of the cycles, aspen and birch forests have very similar understory, but white alder forests are always very distinct. The associations Calluno-Betuletum, Chelidonio-Alnetum, Chaerophyllo-Alnetum, Urtico-Alnetum were not included in any cycle.

УДК 581.1 (-922)

© А. В. Сюткина, Ю. В. Гамалей

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАСТЕНИЙ АРКТИКИ: ШИРОТНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВИДОВ ПО ТИПАМ ТЕРМИНАЛЬНОЙ ФЛОЭМЫ

A. V. SJUTKINA, YU. V. GAMALEI. STRUCTURAL-FUNCTIONAL SPECIFICITY OF ARCTIC PLANTS: LATITUDINAL DISTRIBUTION OF SPECIES WITH DIFFERENT TYPES OF PHLOEM TERMINALS

На материале 36 региональных и локальных флор из различных районов Арктики изучено распределение структурно-функциональных типов терминальной флоэмы среди двудольных растений. Выявлен зональный характер изменений типологических спектров флор. Показано, что тенденция обеднения флор при продвижении на север связана с сокращением числа видов с продвинутыми типами флоэмных терминалей. Это одинаково проявлялось во всех долготных секторах российской Арктики. Самые неблагоприятные для жизни экотопы полярных пустынь оказались заселенными только видами с примитивной структурой терминальной флоэмы. Результаты работы обсуждаются в связи с общей закономерностью обеднения флор и фаун в экстремальных условиях среды и сохранением наиболее примитивных форм жизни в этих условиях.

Ключевые слова: терминальная флоэма, двудольные растения, российская Арктика.

Зависимость видового богатства флор от особенностей климата широко обсуждается в литературе. Сравнительно-флористическими исследованиями установлено, что число видов во флорах равнинных территорий связано с 2 климатическими факторами — гумидностью/аридностью и теплообеспеченностью (количеством «теплых» суток в году). Для гумидных районов величина флористического богатства почти целиком зависит от географической широты местности, т. е. от температурной составляющей климата (Малышев, 1969; Шмидт, 1979).

Сравнительные физиологические исследования транспорта ассимилятов у двух групп растений — «симпластных» и «апопластных» — показали его разную чувствительность к экологическим факторам среды (Гамалей и др., 1992). Растения, транспортирующие сахара по симпласту, оказались более чувствительными к низким положительным температурам (менее 10—12 °С) и к условиям водного дефицита. Виды, способные к апопластному переносу сахаров, гораздо более устойчивы к этим факторам (Gamalei et al., 1994; Гамалей, 1998). Это позволило предположить постепенное исчезновение симпластных и господство апопластных растений на территориях с холодным или засушливым климатом (Gamalei, 1991). Предварительный анализ распространения видов с разными типами флоэмных терминалей вдоль климатических градиентов, на первый взгляд, подтверждал это предположение.

Экологические ограничения распространения симпластных растений отчасти объясняют снижение видового богатства флор при продвижении на север. Но с определенного момента симпластные виды начинают составлять ничтожно малую часть во флористических списках или исчезают совсем (Гамалей, 1990, данные предварительного анализа), а четкая тенденция обеднения флор сохраняется. Более того, меняется состав самых представительных семейств. Так, в арктических широтах сем. *Asteraceae*, лидирующее по всей Бореальной области, резко теряет свои позиции и самыми многочисленными в классе двудольных оказываются семейства *Caryophyllaceae, Brassicaceae, Saxifragaceae* (Юрцев и др., 1978; Матвеева,1998).

В рамках данного исследования мы попытались выяснить, за счет каких групп видов, объединенных структурным сходством, происходит обеднение флор при продвижении на север и какие виды способны существовать в экстремальных условиях среды. Еще одна цель работы — ответить на вопрос: является ли структурный тип столь важной экологической характеристикой вида, что становится своего рода детерминантой его распространения в той или иной природно-климатической зоне.

Материал и методика

Сбор материала. Исследованию предшествовала большая предварительная работа, связанная со сбором растений, с изучением ультраструктурных характеристик терминальной флоэмы и их типологией. В 1980-е гг. работа была начата обследованием основных таксономических групп двудольных растений. Эти данные легли в основу картотеки лаборатории экологической физиологии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН. Далее исследования были детализированы на материале коллекций видов, собранных в течение ряда полевых сезонов на территории российского Севера (Кольский п-ов, Магаданская обл., о-в Большевик архипелага Северная Земля, о-в Диксон, о-в Врангеля, плато Путорана). На Кольском севере и в Магаданской обл., где сбор видов осуществлялся авторами, при отборе видов они руководствовались отсутствием данных в картотеке. Довольно полная коллекция высокоарктических видов была собрана Н. В. Матвеевой на о-ве Большевик. Отдельные виды растений были собраны на арктических островах во время экспедиций разных лет сотрудниками БИН РАН. Все эти материалы легли в основу структурных исследований растений Арктики.

Электронная микроскопия. Участки зрелых, закончивших рост листьев фиксировали по стандартной методике. Образцы вырезали из средней части листовой пластинки, помещали в глутаральдегидный фиксирующий раствор (3 %-ный глутаральдегид фирмы «Mersk» на 50 мМ фосфатном буфере, pH 7.2) и вакуум-инфильтрировали до полного замещения межклеточных полостей фиксирующим раствором. После пребывания в глутаральдегиде образцы промывали буферным раствором и постфиксировали в течение одной ночи (15 ч) в 2 %-ном растворе тетроксида осмия (Реахим) при температуре + (5—7) °С. Далее образцы промывали, обезвоживали в серии охлажденных до той же температуры растворов этанола и ацетона и заливали в смесь эпоно-аралдитных смол (Fluka AG). Ультратонкие срезы (40—60 nm) нарезали на ультратоме LKB-III (LKB, Stockholm, Sweden) алмазным или стеклянным ножом. Срезы контрастировали 1 %-ным уранилацетатом в 70 %-ном этаноле и 2 %-ным цитратом свинца. Ультратонкие поперечные срезы участков листьев просматривали под электронным микроскопом Hitachi HU-700 (Hitachi, Tokyo, Japan), мелкие жилки описывали и фотографировали для последующего типологического анализа.

Типологический анализ. За основу взяли структурно-функциональную типологию флоэмных терминалей, разработанную в лаборатории экологической физиологии БИН РАН (Гамалей, Пахомова, 1983; Гамалей, 1985, 1990; Sjutkina et al., 1996; Баташев, 1997; Гамалей, 1998). Для анализа использовали следующий обобщенный вариант типологии, содержащий 4 типа флоэмных терминалей (ФТ).

Тип 0 (1А), анцестральный: структура пучков примитивная, без явной специализации паренхимных клеток на спутники и флоэмную паренхиму, обеспечивающая возможность симпластной и апопластной загрузки.

Тип 1Б, продвинутый симпластный: жилки в форме «мальтийского креста», спутники открытого типа с обилием плазмодесменных полей и выраженными признаками загрузки по симпласту.

Тип 2А, примитивный апопластный: форма пучков неопределенная, но тяготеющая к радиальной ориентации флоэмных комплексов, спутники без

протуберанцев, в клетках флоэмной паренхимы они возможны, отсутствие плазмодесм предполагает апопластную загрузку флоэмы.

Тип 2Б, продвинутый апопластный: форма пучка, как правило, четко радиальная, спутникам свойственно развитие протуберанцев и связанная с ними более высокая интенсивность процессов загрузки через апопласт.

По материалам типологического анализа ФТ была составлена база данных, в которую вошли также сведения о жизненных формах, географическом ареале и экологии видов.

Обработка флор. Представленные ниже распределения и типологические спектры получены методом наложения базы данных на конкретные списки видов региональных и локальных флор Арктической области, взятые из работ арктических исследователей — ботанико-географов и флористов (см. рисунки и список литературы). Флористические списки отбирали таким образом, чтобы охватить по возможности полно все секторы и зоны российской Арктики (рис. 1). При работе с аннотированными списками и сводными таблицами геоботанических описаний кроме наличия вида во флоре учитывали его встречаемость по 6-балльной шкале (от 6 — «обыкновенно» до 0 — «заносное»), которая отражена на рис. 7.

Результаты

Горно-тундровые плато. Три флоры горно-тундровых плато из удаленных друг от друга районов — Ловозерские тундры (Кольский п-ов), плато Путорана (Таймыр), Ольское плато (Магаданская обл.) — были взяты для анализа в качестве аналога зонального перехода из Бореальной в Арктическую область. В этих флорах виды с апопластным синдромом (тип 2) занимают ведущие позиции (рис. 2). Апопластные виды отличаются большим разнообразием подтипов терминалей, процент продвинутых среди них (тип 2Б; семейства *Asteraceae, Fabaceae, Boraginaceae*) довольно высок, но уступает доле примитивных (тип 2А; семейства *Ranunculaceae, Caryophyllaceae*, травянистые виды *Rosaceae*). Виды с анцестральным типом флоэмы (тип 0) менее представлены в списках флор, но относятся к часто встречающимся и даже доминирующим в сообществах как таежной, так и тундровой части плато (виды семейств *Salicaceae, Betulaceae, Empetraceae, Ericaceae* (incl. *Vacciniaceae*), *Pyrolaceae*, рода *Parnassia*; *Linnaea borealis* L., *Oxalis acetosella* L. и др.). Симпластные растения (тип 1Б) — в основном представители семейств *Lamiaceae, Onagraceae, Scrophulariaceae* — редки, не более 6—9 % от общего числа двудольных. Флоры этих плато оказались схожими между собой по типологическому распределению ФТ, несмотря на географическую удаленность, изолированность от зональных тундровых сообществ и различия видового состава. Мера видового и родового сходства (по Семкину, 1977) для них очень низкая, в пределах 10.3—32.8 и 35.7—54.9 % соответственно. Сравнительный анализ лесной и тундровой (гольцовой) части флор не выявил больших типологических различий (рис. 2), кроме некоторого увеличения доли продвинутых апопластных видов (2Б) в лесной составляющей флоры Ловозерских тундр. Это явление можно объяснить повышенным участием в составе данной флоры полизональных видов семейств *Fabaceae* и *Asteraceae*, что характерно в целом для северо-запада России и может объясняться как особенностями четвертичной истории региона, так и его интенсивным хозяйственным освоением.

Подзона южных гипоарктических тундр. Типологические спектры флор здесь (рис. 3) оказались схожими с аналогичными спектрами для горно-тундровых плато (рис. 2). По-прежнему остается довольно высоким процент видов с продвинутым апопластным типом флоэмы, доля симпластных видов сокращается очень незначительно. В большинстве случаев самой представительной по количеству видов в списках флор южной Гипоарктики является группа примитивных апопластных растений (рис. 3). Анцестральные виды сохраняют стабильное долевое участие во флорах этой зоны и в целом, так же как в горнотундровых флорах, относятся к категории наиболее часто встречающихся растений.

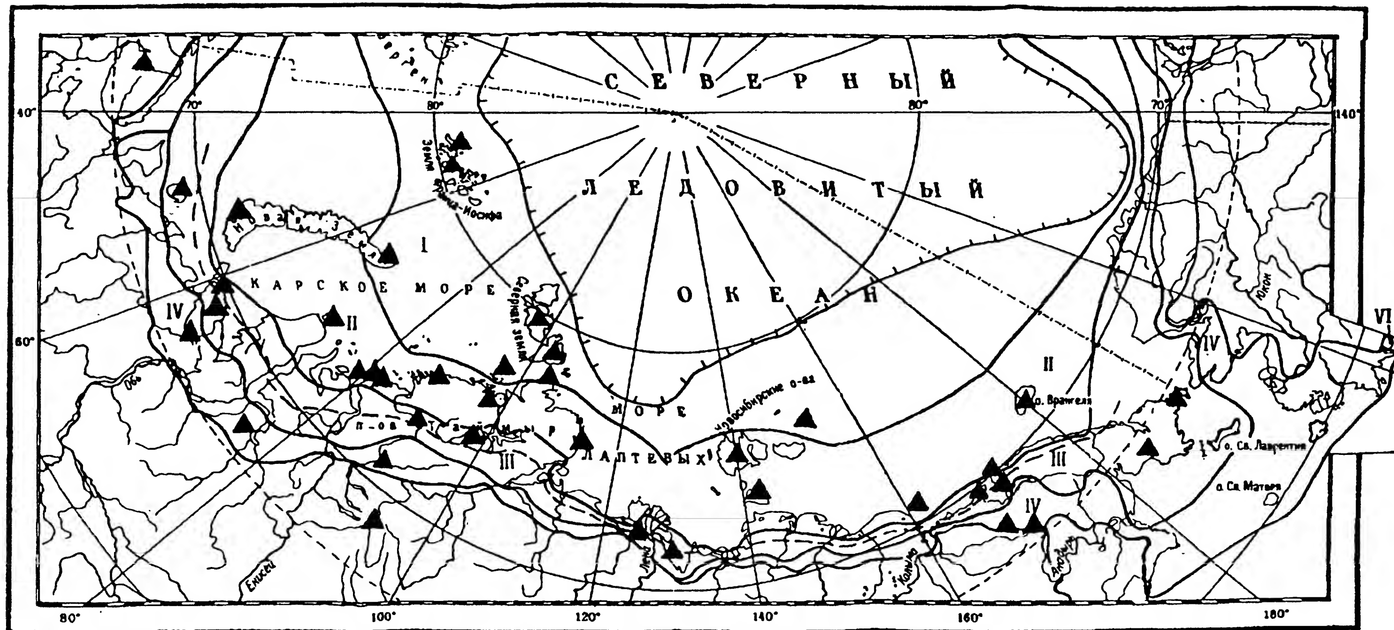


Рис. 1. Географическое положение флор, использованных при анализе распределения видов по типам ФТ (обозначены черными треугольниками).

Подзональное подразделение Арктической флористической области (по: Юрцев и др., 1978; Yurtsev, 1994): I — полярные пустыни (высокоарктические тундры — ВАТ); II — арктические тундры (АТ); III — северные гипоарктические тундры, пунктиром показана граница между северными гипоарктическими тундрами (СГТ) и средними гипоарктическими тундрами (СрГТ) (Yurtsev, 1994); IV — южные гипоарктические тундры (ЮГТ). Границы подзон показаны сплошными линиями.

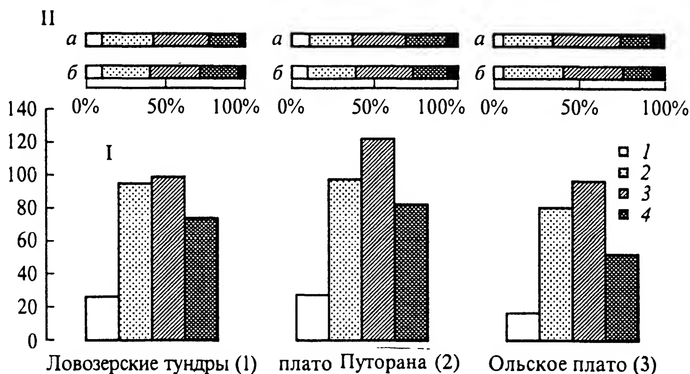


Рис. 2. Типологические спектры растений горно-тундровых плато бореальной области.

Типы флоэмных терминалей: *1* — 1Б, *2* — 1А (0), *3* — 2А, *4* — 2Б. I — распределение по количеству видов. По оси абсцисс — изученные флоры. Цифрами в скобках здесь и на других рисунках обозначены литературные источники, использованные при анализе флор: (1) — Белкина и др., 1991; (2) — Флора Путорана, 1976; (3) — Хохряков, Юрцев, 1974. По оси ординат — число видов по каждому из выделенных типов ФТ. II — представленность растений определенного типа ФТ во флоре, % (*а* — среди видов горно-тундрового пояса, *б* — среди видов лесного пояса; полностью закрашенный фрагмент — доля видов, тип ФТ которых неизвестен, %).

Несколько выделяются в ряду изученных списков флоры Тазовского п-ова, Илирнейского кряжа и р. Лосянки. И количество, и доля примитивных апопластных видов здесь оказались ниже, чем в других флорах южной подзоны гипоарктических тундр, что компенсировалось увеличением доли видов с анцестральным типом ФТ. Причины этого могут быть разные. Фациальная однородность и господство плакорных условий в ландшафтах Тазовского п-ова объясняют относительную бедность его флоры и ее насыщенность гипоарктическими видами в основном с анцестральным типом ФТ (Ребристая и др., 1989). В горно-тундровых по ландшафтным условиям флорах Илирнейского кряжа и р. Лосянки, по данным анализа ареалов, выявилось пониженное содержание группы примитивных апопластных растений (тип 2А) во фракции бореальных видов на фоне сокращения общего числа видов этой фракции. Общим свойством является обедненность этих флор по сравнению со своими соседями из южной Гипоарктики (Ребристая и др., 1989; Плиева, 1993, 1996). Вполне возможно, что эта особенность характерна для тундр южной Гипоарктики в целом: обеднение флоры происходит за счет группы примитивных апопластных видов, преимущественно бореальных.

Подзона средних гипоарктических тундр. Изученные флоры имеют в целом сходные распределения типов ФТ (рис. 3). Они практически повторяют типологические спектры необедненных вариантов флор южных гипоарктических тундр. Постоянным сохраняется процент продвинутых апопластных и симпластных видов. Группа примитивных апопластных видов является самой многочисленной. Доля и количество анцестральных видов также остаются неизменными, встречаемость видов этой группы по-прежнему самая высокая среди всех типологических групп. Интересно отметить, что практически все древесные, кустарниковые и кустарничковые формы растений, встречающиеся в Гипоарктике и Арктике (представители семейств *Salicaceae, Betulaceae, Grossulariaceae, Rosaceae, Empetraceae, Ericaceae* (incl. *Vacciniaceae*), *Pyrolaceae, Caprifoliaceae*), имеют флоэмные терминали анцестрального типа, тогда как все остальные варианты структуры флоэмы приходятся на травянистые виды. Большинство из этих древесных видов относится к наиболее активным, эдификаторным и доминантным видам Гипоарктики, составляющим флористическое ядро этого пояса (Юрцев, 1966).

Подзона северных гипоарктических тундр. В этих тундрах, по сравнению с южными, некоторое сокращение доли анцестральных видов происходит за счет уменьшения их числа при сохраняющемся стабильном числе апопластных и симпластных видов (рис. 3). Это можно объяснить начинающейся в этой подзоне сменой

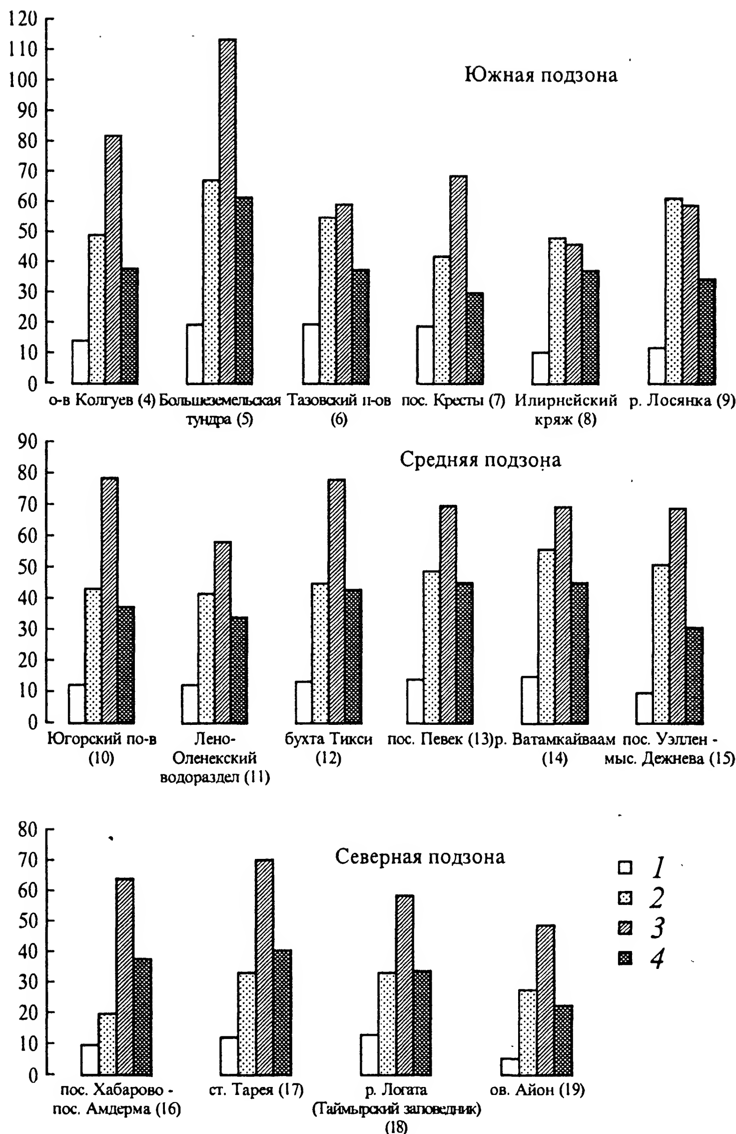


Рис. 3. Распределение типов флоэмных терминалей (ФТ) во флорах гипоарктических тундр.

1—4 — типы ФТ (те же, что и на рис. 2). По оси абсцисс — флоры: (4) — Сафронова, 1990; (5) — Ребристая, 1977; (6) — Ребристая и др., 1989; (7) — Матвеева, Заноха, 1986; (8) — Плиева, 1996; (9) — Плиева, 1993; (10) — Ребристая, 1977; Морозов, Кулиев, 1990; (11) — Петровский, Плиева, 1994а; (12) — Тихомиров и др., 1966; (13) — Юрцев, 1998; (14) — Петровский, Плиева, 1994б; (15) — Дервиз-Соколова, 1966; (16) — Ребристая, 1977; Вехов, Кулиев, 1997; Морозов, Кулиев, 1990; (17) — Полозова, Тихомиров, 1971; (18) — Поспелова, 1994; Поспелова и др., 1997; (19) — Филин, Юрцев, 1966. По оси ординат — число видов по каждому типу ФТ.

плакорных формаций кустарниковых и кустарничковых тундр травяными и моховолишайниковыми разностями (Александрова, 1977). На фоне частичной потери кустарничковыми видами (с анцестральным типом ФТ) доминантных позиций в сообществах наблюдается всплеск разнообразия их травянистых составляющих (в основном апопластных). В целом флоры северных гипоарктических тундр оказались, как и все предыдущие, сходными между собой по спектрам распределения типов ФТ. При продвижении с запада на восток наблюдается некоторое сокращение числа и доли продвинутых апопластных видов в соответствии с уменьшением их общего числа (рис. 3).

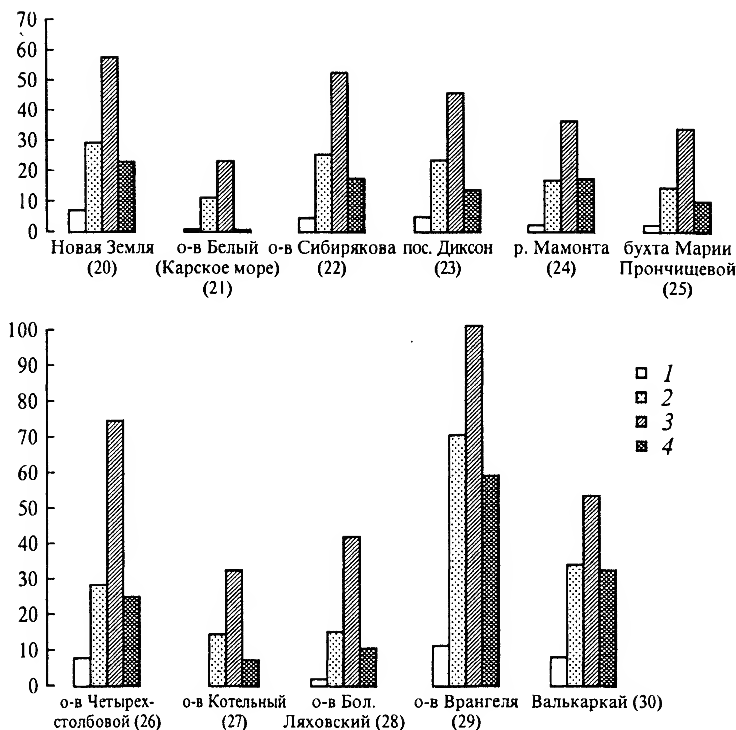


Рис. 4. Распределение типов флоэмных терминалей (ФТ) во флорах арктических тундр.

1—4 — типы ФТ (как на рис. 2). По оси абсцисс — флоры: (20) — Толмачев, 1936; Александрова, 1956; Шахтин, 1993; (21) — Ребристая, 1995; (22) — Куваев и др., 1991, 1994; (23) — Матвеева, 1998; (24) — Тихомиров, 1966; (25) — Матвеева, 1979; (26) — Заславская, Плиева, 1983; Максимова, 1975; (27) — Сафронова, 1980; (28) — Александрова, 1963; (29) — Петровский, 1973; Пуляев, 1988; Юрцев, Петровский, 1994; (30) — Юрцев, 1998. По оси ординат — число видов по каждому типу ФТ.

Подзона арктических тундр. При продвижении в эту подзону доля апопластных видов, относящихся к числу продвинутых, резко сокращается (рис. 4). Симпластные виды почти исчезают. В зоне арктических тундр находится граница распространения самых холодостойких из них: *Chamaerion latifolium* Th. Fries et Lange, *Epilobium davuricum* Hornem., *E. palustre* L. (*Onagraceae*), *Castilleja lapponica* Gandoger, *C. elegans* Malte и виды рода *Pedicularis* (*Scrophulariaceae*). Наиболее далеко на север, по данным анализа ареалов (Арктическая флора СССР, 1966—1987), заходят представители рода *Pedicularis*: *P. capitata* Adams, *P. sudetica* subsp. *novaiae-zemliae* Hult., *P. dasyantha* Hadac и *P. hirsuta* L., но и они не распространены за пределами подзоны. Для арктических тундр характерно преобладание травянистых примитивных апопластных видов из семейств *Caryophyllaceae, Ranunculaceae, Brassicaceae*, а также анцестральных (по типу ФТ) видов из семейств *Saxifragaceae* и *Papaveraceae*, становящихся в Арктике своего рода типологическими преемниками гипоарктических кустарничков. Флористические списки подзоны арктических тундр сильно варьируют по числу видов, одновременно с этим абсолютные и относительные величины участия видов с разными типами ФТ в их сложении тоже меняются, что выражено в большой величине стандартной ошибки. Практически по изученному признаку флоры могут быть разделены на следующие 3 группы.

1. Флоры островов Северного Ледовитого океана (острова Белый, Котельный, Большой Ляховский), малочисленные по видовому составу, с отсутствием или крайне незначительным участием симпластных растений (1—2 вида из рода *Pedicularis*) и с малой долей участия продвинутых апопластных растений. К этой группе примыкает также флора окрестностей бухты Марии Прончищевой (Таймыр).

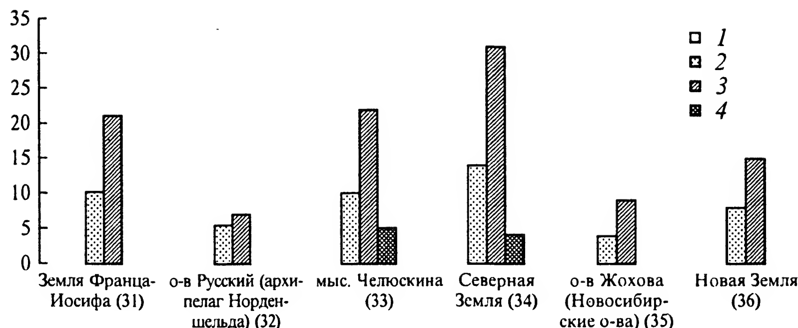


Рис. 5. Распределение типов флоэмных терминалей (ФТ) во флорах высокоарктических тундр (полярных пустынь).

1—4 — типы ФТ (как на рис. 2). По оси абсцисс — флоры: (31) — Толмачев, Шухтина, 1974; Сафронова, 1983; (32) — Куваев и др., 1997; (33) — Сафронова, 1979; (34) — Короткевич, 1958; Сафронова, 1976, 1981, 1993; (35) — Самарский и др., 1997; (36) — Толмачев, 1936; Шахтин, 1993. По оси ординат — число видов по каждому типу ФТ.

2. Островные и материковые флоры Европейско-Западносибирской и Восточно-Сибирской провинций — наиболее многочисленная группа с «классическим» для подзоны спектром ФТ. Он включает от 3—5 до 10 (4—5 %) симпластных видов, от 10 до 20—22 (15—20 %) продвинутых апопластных видов. Основную часть флор составляют примитивные апопластные (45—50 %) и анцестральные (20—25 %) виды.

3. Флора о-ва Врангеля, резко выделяющаяся по видовому богатству, и флора побережий Восточно-Сибирского моря (метеостанция Валькаркай). Эти районы характеризуются повышенным участием в флористическом составе продвинутых апопластных видов. Это объясняется либо их пограничным с Гипоарктикой расположением в южной полосе Арктических тундр (район метеостанции Валькаркай), либо присутствием видов криофитно-степного комплекса (о-в Врангеля), связанным с историей формирования территории острова, шельфа Восточно-Сибирского моря и Берингии в целом (Юрцев, 1987).

Подзона полярных пустынь (высокоарктических тундр). В этой подзоне флоры становятся крайне бедными (рис. 5). Общее число двудольных сокращается до 25—40, а в некоторых случаях до 10—15 видов. Типологический состав флоры становится более однообразным: классические варианты высокоарктических флор исчерпываются видами с анцестральным или примитивным апопластным типом флоэмных терминалей (рис. 5). К анцестральным (тип 0) относятся ивы *Salix arctica* Pall. и *S. polaris* Wahl., спорадически заходящие в эту подзону, но не характерные для нее; маки *Papaver polare* Perf. и другие арктические виды; виды рода *Potentilla*: *P. pulchella* R. Br. и *P. hyparctica* Malte, а также большинство видов рода *Saxifraga*: *S. cespitosa* L., *S. foliolosa* R. Br., *S. hieracifolia* Waldst. et Kit., *S. nivalis* L., *S. oppositifolia* L. и др. К примитивным апопластным (тип 2A) относятся все встречающиеся представители семейств *Polygonaceae, Caryophyllaceae, Ranunculaceae*, подавляющее большинство *Brassicaceae*, из *Saxifragaceae* — *Saxifraga cernua* L. и *S. hyperborea* R. Br.

Симпластные виды не встречаются совсем. Виды с продвинутыми вариантами апопластного типа очень немногочисленны — всего 7 из 72 видов двудольных, отмеченных в исследованных флорах высокоарктических тундр (см. табл. 2). Их распространение в этой зоне ограничено небольшим районом: они встречаются только на мысе Челюскина (Таймыр) и на южных островах Северной Земли. Ни в сравнимых по богатству флорах других районов высокой Арктики (Земля Франца-Иосифа, север Новой Земли), ни в малочисленных островных флорах (о-в Жохова, о-в Русский) они не отмечаются. Продвинутые апопластные виды в целом нетипичны для этой зоны.

Обсуждение

Результаты исследований показывают, что по мере продвижения на север параллельно с обеднением флор происходит выбывание видов с продвинутыми формами флоэмных терминалей как симпластного, так и апопластного типа. Эта закономерность просматривается на материале всех секторов российской Арктики. Внутри каждой подзоны долготные различия в типологических спектрах были минимальными и наблюдались в основном в случаях приуроченности флор к разным широтным полосам. Сравнение набора распределений, относящихся к разным секторам, создает впечатление их высокой константности для каждой из зон (рис. 2—5). Данные по 3 секторам российской Арктики, вероятно, будет возможно экстраполировать на всю циркумполярную Арктическую область. Для проверки этого планируется привлечение к детальному анализу списочного состава флор архипелага Шпицберген, Гренландии, американской и канадской Арктики.

Общий характер распространения растений с продвинутыми типами флоэмных терминалей на широтном градиенте Арктики достаточно очевиден.

Симпластные растения на севере, вообще, редкость, каждый случай встречаемости обусловлен какими-то особыми причинами. Для симпластных растений сем. *Scrophulariaceae* (виды родов *Castillea* и *Pedicularis*) таким фактором, позволяющим успешно вегетировать даже в арктических тундрах, по-видимому, является полупаразитизм (Бейлин, 1968). Часть видов (родов *Thymus* (*Lamiaceae*), *Chamaerion* и *Epilobium* (*Onagraceae*)), находясь на северной границе своего, часто очень обширного ареала, встречаются лишь в наиболее прогреваемых и (или) влагообеспеченных экотопах. В этой группе видов самым холодостойким является *Chamaerion latifolium*. На территории России он отсутствует в самых суровых вариантах арктических тундр (за исключением северной части о-ва Врангеля), но отмечен на севере Канадского арктического архипелага на побережье о-ва Элсмир (мыс Аллерт) в районе, граничащем с полярными пустынями и включенном многими авторами в эту зону (Porsild, 1957; Young, 1971; Александрова, 1977; Арктическая..., 1978). По климатическим показателям этот район можно считать переходным от арктических к высокоарктическим тундрам (Young, 1971). Для метеостанции Аллерт д-р S. Young (1971) привел значения суммы положительных среднемесячных температур 6.0 °С, что превосходит значения, типичные для высокоарктических (Северная Земля — 1.4; бухта Тихая, Земля Франца-Иосифа — 3.5, мыс Челюскин — 3.0 °С) и иногда даже арктических (о-в Котельный — 5.0 °С) тундр. Вполне возможно, в этом районе полярные пустыни имеют мозаичное распространение, соседствуя с более теплыми участками арктических тундр, где и встречается этот симпластный вид, как и некоторые продвинутые апопластные виды.

Зональное ограничение распространения симпластных растений объяснимо их высокой физиологической чувствительностью (Гамалей и др., 1992; Sjutkina, Gamalei, 1995a; Сюткина, Гамалей, 1996; Geiger et al., 1996). Для каждого симпластного вида есть свой четкий климатический (по всей вероятности, температурный) барьер, формирующий северную границу его ареала (табл. 1). По всей видимости, общий предел распространения симпластных растений находится на границе с полярными пустынями, что позволяет предложить их использование в качестве индикаторов при определении зонального статуса флор.

Апопластные растения с продвинутыми формами ФТ, по-видимому, не имеют прямых противопоказаний для жизни в холодном климате (Гамалей и др., 1992; Sjutkina, Gamalei, 1995b). Тем не менее при переходе из гипоарктических в арктические условия их число и долевое участие во флорах ощутимо снижается, а в зоне полярных пустынь сводится к нулю (рис. 6). Аналогичные данные получены и для перехода из аридных в ультрааридные условия в степях и пустынях Монголии (Гамалей, 1998). В степных сообществах продвинутые апопластные виды занимают преобладающие позиции среди двудольных растений, но по мере усиления аридности климата они становятся редкими, а в ультрааридных условиях совсем исчезают.

ТАБЛИЦА 1

Распространие симпластных растений в Арктической флористической области России

Семейство	Род, вид	Северная граница распространения (подзона)*
Onagraceae	*Epilobium*	АТ
	Chamaerion	АТ, южная полоса
Lamiaceae	*Dracocephalum palmatum* Steph.	СГТ
	Thymus	СГТ—СрГТ
Scrophulariaceae	*Veronica longifolia* L.	ЮГТ
	Castillea	АТ
	Pedicularis	АТ
Lentibulariaceae	*Pinguicula*	СГТ—СрГТ

Примечание. * — сокращенные названия подзон приводятся в соответствии с легендой рис. 1.

Граница их распространения в Арктике более размыта: некоторые виды из сем. *Asteraceae* отмечены на севере Шпицбергена (Scholander, 1934; Rønning, 1964), на островах Принц Патрик и Элсмир (Канадский Арктический архипеллаг) (Porsild, 1957). Однако следует заметить, что все места их распространения в зоне полярных пустынь относятся к приграничным арктическим тундрам районам, часто буквально точечная отметка ареала проектируется на линию границы зон (Porsild, 1957; Yurtsev, 1994; Bay, 1997). По-видимому, единственным серьезным исключением для Арктики являются полярные пустыни Таймыра и Северной Земли, где встречается по 4—5 видов продвинутых апопластных растений (табл. 2). Возможно, оно объясняется уникальностью географического положения Таймыра, где представлены без разрывов все зоны и подзоны Арктической области и имеется реальная возможность для меридиональной миграции видов. Возможно, в данном случае проявляются внутризональные различия: район мыса Челюскин и остров Большевик и Октябрьской Революции Северной Земли отнесены Е. С. Короткевичем (1958) и В. Д. Александровой (1977) к южной подзоне полярных пустынь в противоположность Земле Франца-Иосифа, природные условия которой, по их мнению, гораздо более суровы.

Нечеткость границ распространения продвинутых апопластных видов в высокой Арктике затрудняет их использование для индикации зональных особенностей регионов. Тем не менее количество и долевое участие этих видов в составе флор может служить дополнительным признаком для их зонального разграничения.

В целом по результатам анализа общего распределения типов флоэмных терминалей в Арктической области, на фоне общей тенденции убывания продвинутых и

ТАБЛИЦА 2

Продвинутые апопластные виды (тип 2Б) во флорах полярных пустынь России

Семейство	Вид	Мыс Челюскина	Северная Земля
Brassicaceae	*Achoriphragma nudicaule* Soják *(Parrya nudicaulis)*		+
Primulaceae	*Androsace triflora* Adams.	+	+
Boraginaceae	*Myosotis asiatica* Schischk. et Serg.	+	
»	*Eritrichium villosum* subsp. *pulvinatum* Petrovsky	+	+
Asteraceae	*Tephroseris atropurpureus* Holub	+	
»	*Saussurea tilesii* Ledeb.	+	
»	*Artemisia borealis* subsp. *richardsoniana* Korobkov		+

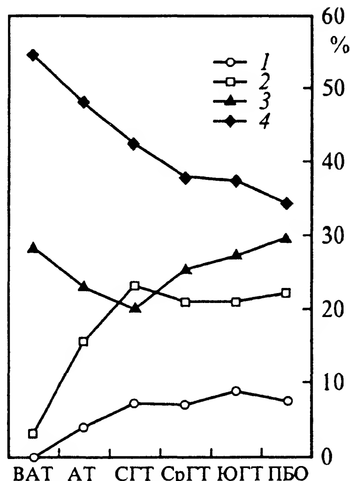


Рис. 6. Изменение долевого участия видов с продвинутыми и примитивными формами флоэмных терминалей (ФТ) в составе флор разных подзон Арктики.

Типы ФТ: *1* — 1Б, *2* — 2Б, *3* — 1А (0), *4* — 2А. По оси абсцисс — подзоны Арктической флористической области (см. обозначения рис. 1); по оси ординат — доля видов, представляющих каждый тип ФТ, %.

сохранения примитивных форм ФТ хорошо просматриваются зональные различия типологических спектров флор (рис. 7).

Гипоарктический пояс как ботанико-географическая единица был выделен на основе доминирования и активности в ландшафтах группы видов гипоарктического комплекса (Юрцев, 1966). Несмотря на то что спектры типологии составлялись на основании флористических списков, учитывающих всю совокупность двудольных растений, а не только эту группу видов, нельзя не обратить внимание на практически одинаковую структуру типологических спектров флор от северотаежных районов до северной границы Гипоарктики. Анализ флор горно-тундровых плато, особенно их разделение на лесную и тундровую часть, показал, что в рамках вертикальной поясности переход от северной тайги к гипоарктическим тундрам проходит практически незаметно, особенно в районах, негусто заселенных и не подвергнутых техногенному воздействию. В этих районах и далее на север доля во флоре, число и фитоценотическая роль анцестральных видов остаются почти неизменными и вследствие доминантных позиций в сообществах определяющими специфику распределения типов ФТ. Так, в обедненных вариантах флор южных гипоарктических тундр сокращение видового богатства за счет выбывания части бореальных видов сопровождается увеличением активности и доли в типологическом спектре анцестральных видов. В северной Гипоарктике, наоборот, ослабление позиций кустарничков (с типом 0) на плакорах приводит к интенсивному освоению территорий травянистыми арктическими видами, по большей части апопластными (тип 2А).

Таким образом, по сходству типологических спектров (рис. 2, 3, 7) гипоарктический ботанико-географический пояс является целостной единицей, где, несмотря на численное превосходство апопластных видов, основная роль принадлежит все-таки растениям с анцестральным типом флоэмы. «Анцестральный» гипоарктический кустарник (кустарничек) является своего рода символом этих мест. Для древесных жизненных форм лесных ценозов от тропических до бореальных лесов характерно большое разнообразие типов ФТ с существенной долей более продвинутых, преимущественно симпластных вариантов (Gamalei, 1991). Среди деревьев и кустарников субтропических и широколиственных лесов симпластная группа представлена, в частности, видами семейств *Oleaceae, Verbenaceae, Meliaceae, Combretaceae, Juglandaceae, Tiliaceae*. Эти виды становятся редкими уже в пределах средней тайги. В Гипоарктике, на северном пределе распространения древесной растительности, все древеснеющие виды представлены только анцестральным типом ФТ. Так, на материале древесной растительности хорошо иллюстрируется общая тенденция смены продвинутых форм на примитивные по мере приближения к крайнему пределу обитания (Чернов, Матвеева, 1983; Чернов, 1988). Еще более ярким примером этой закономерности является распространение продвинутых и примитивных форм в подзоне арктических и высокоарктических тундр, где основная фитоценотическая и флорообразующая роль принадлежит растениям с примитивными апопластными или анцестральными формами ФТ. Их доминирование растет по направлению к общему пределу вегетации растений (рис. 6, 7).

Распределения для арктических и высокоарктических флор хорошо отличаются от таковых для Гипоарктики, при этом они контрастно различаются и между собой. Различия являются качественными: набор типов сокращается с четырех до двух

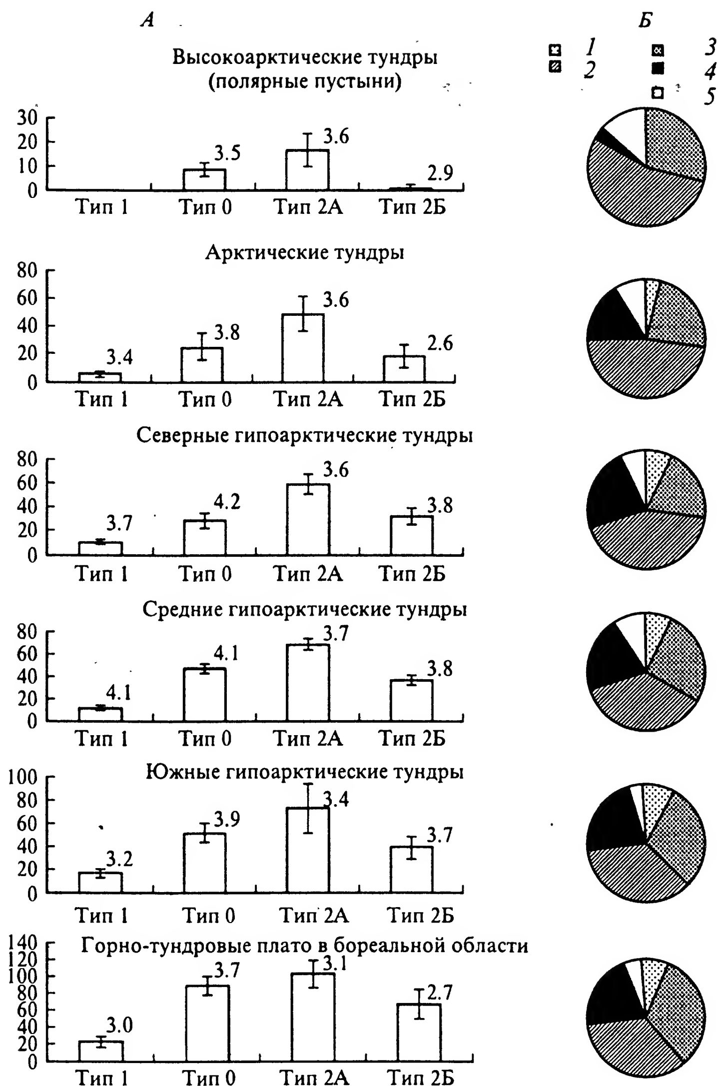


Рис. 7. Общее распределение двудольных растений с разными типами флоэмных терминалей (ФТ) в подзонах Арктики.

А — количество видов: по оси ординат — число видов, по оси абсцисс — типы ФТ; цифрами на элементах гистограмм обозначен средний балл встречаемости видов с данным типом ФТ в подзоне. Б — спектры долевого участия типов ФТ для каждой зоны, % видов во флоре (*1* — тип 1, *2* — тип 2А, *3* — тип 0, *4* — тип 2Б, *5* — незакрашенная часть спектра отражает долю неисследованных видов).

(рис. 5—7). Характер изменений спектров от гипоарктических тундр к полярным пустыням аналогичен тому, что наблюдалось при переходе от сухих степей к аридным и ультрааридным пустыням: на границе ультрааридных пустынь число типов также убывает до одного-двух примитивных (Гамалей, 1998). Закономерность распределения типов терминальной флоэмы вдоль градиентов понижения температуры и усиления аридности оказалась общей. Сходное действие климатических факторов холода и сухости на эволюцию транспортной системы растений не является неожиданностью. Их одинаковый блокирующий эффект на транспорт веществ по симпласту экспериментально подтвержден и интерпретирован как результат сходного влияния обоих на функциональное состояние плазмодесм (Gamalei et al., 1996; Волобуева, 1999). Широкое распространение продвинутых апопластных видов в Гипоарктике и в

степных и пустынных экотопах с невысоким индексом аридности отражает их активную стратегию адаптации, обеспеченную высокой энергетикой и скоростью роста на базе высокой интенсивности транспортных процессов (Гамалей, 1998). Морфология этой группы растений говорит сама за себя, ее типичные представители из сем. *Asteraceae* имеют одни из самых высоких показателей фотосинтеза (Герасименко, Заленский, 1973; Gerasimenko et al., 1993). Тем не менее, судя по их распространению в Арктике, стратегия активного противостояния неблагоприятным факторам среды имеет предел. Это является следующей причиной обеднения флор в районах с более суровым климатом, где сохраняются только виды с менее специализированной транспортной системой. Это многолетние травы и кустарнички с редуцированным ростом и низкой активностью обменных процессов, длительными паузами в развитии, т. е. с пассивной выжидательной стратегией. Известно, что наименее пригодные для жизни экотопы аридных и арктических пустынь доступны только для наиболее примитивно организованных форм жизни (Чернов, 1988). Это полностью подтверждается и проведенным нами анализом структурных особенностей растений Арктики, и характером их участия во флорах разных широт.

Пользуемся возможностью выразить благодарность всем авторам использованных в работе флористических сводок, без которых она не могла бы состояться; Н. В. Матвеевой, собравшей по нашей просьбе материал на о-ве Большевик; сотрудникам отдела морфологии и анатомии БИН РАН, любезно предоставившим ряд зафиксированных образцов растений из различных районов Арктической области.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 59-04-11043а и № 98-04-49892).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Растительность южного острова Новой Земли между 70°56′ и 72°12′ с. ш. // Растительность Крайнего Севера и ее освоение. М.; Л., 1956. Вып. 2. С. 187—306.

Александрова В. Д. Очерк флоры и растительности о. Большого Ляховского // Тр. Арктич. и Антарктич. ин-та. 1963. Т. 224. С. 6—36.

Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л., 1977. 187 с.

Арктическая флора СССР. Л., 1966—1987. Вып. 5—10.

Арктическая флористическая область. Л., 1978. 166 с.

Баташев Д. Р. Сравнительная анатомия флоэмных терминалей листа в подклассе *Lamiidae* и *Asteridae*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1997. 29 с.

Бейлин И. Г. Цветковые паразиты и полупаразиты. М., 1968. 119 с.

Белкина О. А., Константинова Н. А., Костина В. А. Флора высших растений Ловозерских гор. СПб., 1991. 206 с.

Вехов Н. В., Кулиев А. Н. Новые виды цветковых растений для флоры островов и материкового побережья западной части пролива Югорский Шар // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 6. С. 113—116.

Волобуева О. В. Влияние ингибиторов белков цитоскелета на водный обмен корней озимой пшеницы при последействии водного стресса: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 1999. 20 с.

Гамалей Ю. В. Особенности загрузки флоэмы у деревьев и трав // Физиол. раст. 1985. Т. 32. № 5. С. 866—875.

Гамалей Ю. В. Флоэма листа. СПб., 1990. 144 с.

Гамалей Ю. В. Фотосинтез и экспорт фотосинтатов. Развитие транспортной системы и донорно-акцепторных отношений // Физиология растений. 1998. Т. 43. № 4. С. 614—631.

Гамалей Ю. В., Пахомова М. В. Мелкие жилки листа двудольных. I. Структура и основы типологии // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 2. С. 287—301.

Гамалей Ю. В., Пахомова М. В., Сюткина А. В. Экологические аспекты оттока ассимилятов. I. Температура // Физиология растений. 1992. Т. 39. № 6. С. 1068—1078.

Герасименко Т. В., Заленский О. В. Суточная и сезонная динамика фотосинтеза у растений о. Врангеля // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 11. С. 1655—1666.

Дервиз-Соколова Т. Г. Флора крайнего востока Чукотского полуострова (поселок Уэллен — мыс Дежнева) // Растения севера Сибири и Дальнего Востока. М.: Л., 1966. С. 80—107.

Заславская Т. М., Плиева Т. В. Флора острова Четырехстолбового (архипелаг Медвежьи острова, Восточно-Сибирское море) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 3. С. 369—376.

Короткевич Е. С. Растительность Северной Земли // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 5. С. 644—663.

Куваева В. Б., Афонина О. Н., Журбенко М. П. и др. Растительный покров острова Русского (архипелаг Норденшельда, Карское море) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 10. С. 100—110.

Куваев В. Б., Кожевникова А. Д., Бусоцкая Т. А. Дополнения к флоре острова Сибирякова // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 8. С. 1167—1173.

Куваев В. Б., Кожевникова А. Д., Гудошников С. В. и др. Растительный покров острова Сибирякова. Опыт комплексного флористического и геоботанического исследования. М., 1994. 138 с.

Максимова М. И. О флоре Медвежьих островов (Северо-Восточная Сибирь) // Новости сист. высш. раст. 1975. Т. 12. С. 264—271.

Малышев Л. И. Зависимость флористического богатства от внешних условий и историческ-кий факторов // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 8. С. 1137—1147.

Матвеева Н. В. Флора и растительность окрестностей бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр) // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979. С. 78—110.

Матвеева Н. В. Зональность в растительном покрове Арктики. СПб., 1998. 220 с.

Матвеева Н. В., Заноха Л. Л. Флора сосудистых растений пос. Кресты // Южные тундры Таймыра. Л., 1986. С. 101—117.

Морозов В. В., Кулиев А. Н. Материалы к познанию флоры Югорского полуострова и хребта Пай-Хой // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 11. С. 1603—1610.

Петровский В. В. Список сосудистых растений острова Врангеля // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 1. С. 113—136.

Петровский В. В., Плиева Т. В. Флора Лено-Оленекского водораздела (Северная Якутия) // Бот. журн. 1994а. Т. 79. № 9. С. 1—11.

Петровский В. В., Плиева Т. В. О флоре бассейна реки Ватамкайваам (Чукотский полуостров) // Бот. журн, 1994б. Т. 79. № 6. С. 46—59.

Плиева Т. В. К флоре Илирнейского кряжа (Западная Чукотка) // Бот. журн. 1966. Т. 81. № 10. С. 53—62.

Плиева Т. В. Флора долины реки Лосянки (Западная Чукотка) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 3. С. 94—103.

Полозова Т. Г., Тихомиров Б. А. Сосудистые растения района Таймырского стационара (правобережье Пясины близ устья Тареи, Западный Таймыр) // Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971. С. 161—183.

Поспелова Е. Б. Флора северной части бассейна реки Логата (Центральный Таймыр) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 1. С. 14—24.

Поспелова Е. Б., Куваев В. Б., Поспелов И. Н. Флора сосудистых растений юго-восточной части заповедника «Таймырский» (среднее течение реки Логаты) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 1. С. 74—85.

Пуляев А. М. Флора заповедника «Остров Врангеля». М., 1988. 52 с.

Ребристая О. В. Флора востока Большеземельской тундры. Л., 1977. 334 с.

Ребристая О. В. Сосудистые растения острова Белого (Карское море) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 7. С. 26—36.

Ребристая О. В., Творогов В. А., Хитун О. В. Флора Тазовского полуострова (север западной Сибири) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 1. С. 22—35.

Самарский М. А., Соколова М. В., Журбенко М. П., Афонина О. М. О флоре и растительности острова Жохова (Новосибирские острова) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 4. С. 62—70.

Сафронова И. Н. К флоре и растительности о. Октябрьской Революции (архипелаг Северная Земля) // VII Симпоз. «Биологические проблемы Севера»: Тез. докл. Петрозаводск, 1976. С. 191—193.

Сафронова И. Н. Сосудистые растения мыса Челюскин // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979. С. 50—54.

Сафронова И. Н. К флоре острова Котельный (Новосибирские острова) // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 4. С. 544—551.

Сафронова И. Н. Флора о. Октябрьской Революции // Тр. ААНИИ. 1981. Т. 367. С. 142—150.

Сафронова И. Н. Материалы к флоре островов Мейбел и Гукера (архипелаг Земля Франца-Иосифа) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 4. С. 513—518.
Сафронова И. Н. Флора острова Колгуева // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 11. С. 1538—1547.
Сафронова И. Н. О флоре острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 2. С. 79—84.
Семкин Б. И. Анализ структур фитоценотических данных: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Тарту, 1977. 40 с.
Сюткина А. В., Гамалей Ю. В. Суточная динамика фотосинтеза, оттока и запасания ассимилятов в листьях *Thymus subarcticus* в условиях холодного климата // Физиология растений. 1996. Т. 43. № 3. С. 352—359.
Тихомиров Б. А. Флора района раскопок Таймырского мамонта // Растения севера Сибири и Дальнего Востока. М.; Л., 1966. С. 122—134.
Тихомиров Б. А., Петровский В. В., Юрцев Б. А. Флора окрестностей бухты Тикси (арктическая Якутия) // Там же. 1966. С. 7—40.
Толмачев А. И. Обзор флоры Новой Земли // Arctica. 1936. № 4. С. 143—178.
Толмачев А. И., Шухтина Т. Г. Новые данные о флоре Земли Франца-Иосифа // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 2. С. 275—279.
Филин В. Т., Юрцев Б. А. Сосудистые растения острова Айон (Чаунская губа) // Растения севера Сибири и Дальнего Востока. М.: Л., 1966. С. 44—58.
Флора Путорана. Новосибирск, 1976. 246 с.
Хохряков А. П., Юрцев Б. А. Флора Ольского базальтового плато // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. Вып. 2. С. 59—70.
Чернов Ю. Н., Матвеева Н. В. Таксономический состав арктической флоры и пути освоения цветковыми растениями среды тундровой зоны // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44. № 2. С. 187—200.
Чернов Ю. Н. Филогенетический уровень и географическое распределение таксонов // Зоол. журн. 1988. Т. 67. Вып. 10. С. 1445—1457.
Шахтин Д. А. Обзор растительного покрова западного побережья Новой Земли // Тр. Морской арктич. комплекс. экспедиции. 1993. Вып. 3: «Новая Земля». Т. 2. С. 98—124.
Шмидт В. М. Зависимость количественных показателей конкретных флор европейской части СССР от географической широты // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 2. С. 172—183.
Юрцев Б. А. Ботанико-географическая характеристика подзоны арктических тундр северного побережья Причаунских районов Чукотки // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 1. С. 28—43.
Юрцев Б. А. Роль исторического фактора в освоении растениями экстремальных условий подзоны арктических тундр (на примере острова Врангеля) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 11. С. 1436—1447.
Юрцев Б. А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. М.; Л., 1966. 94 с.
Юрцев Б. А., Петровский В. В. Флора окрестностей бухты Сомнительной: сосудистые растения // Арктические тундры острова Врангеля. СПб., 1994. С. 7—66.
Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9—104.
Bay C. Floristical and ecological characterization of the polar desert zone of Greenland // J. Veg. Sci. 1997. N 8. P. 685—696.
Gamalei Y. V. Phloem loading and its development related to plant evolution from trees to herbs // Trees. 1991. Vol. 5. P. 50—64.
Gamalei Y. V., Bel A. J. E. van, Pakhomova M. V., Sjutkina A. V. Effects of temperature on the conformation of the endoplasmic reticulum and on starch accumulation in leaves with the symplasmic minor-vein configuration // Planta. 1994. Vol. 194. P. 443—453.
Gamalei Y. V., Pakhomova M. V., Sjutkina A. V. Regulation of assimilate translocation by plasmodesmata: effect of temperature and water stress // Basic and applied research in plasmodesmal biology. Zichron-Yakov, Israel, 1996. P. 132—134.
Geiger D. R., Koch K. E., Shien W.-J. Effect of environmental factors on whole plant assimilate partitioning and associated gene expression // J. Exp. Bot. 1996. Vol. 47. P. 1229—1238.
Gerasimenko T. V., Korolyova O. Y., Filatova N. I. et al. Photosynthetic pigments and CO_2 exchange in plants of high arctic tundra // Photosynthetica. 1993. Vol. 28. N 1. P. 75—81.
Porsild A. E. Illustrated flora of the Canadian arctic arhipelago // National museum of Canada. Bul. 146. 1957. 209 p.
Rønning O. I. Swalbards flora // Norsk Polarinst., Polarhandbook. Oslo, 1964. N 1. 123 p.
Scholander P. E. Vascular plants from Northen Svalbard with remarks on the vegetation in North-East Land // Skrift. Om Svalbard og Ishavet. 1934. 62 p.

Sjutkina A. V., Gamalei Y. V. Effect of temperature on the photoassimilate transport/storage in leaves of the symplasmic species in subarctic zone // Abstr. Inter. Conf. Transp. Assim. Canterbury, Kent, 1995a. P. 24.

Sjutkina A. V., Gamalei Y. V. Photosynthesis, photosyntate transport and storage in species of subarctic zone // Abstr. X Photosynthesis Congress. Montpellier, 1995b.

Sjutkina A. V., Gamalei Y. V., Pakhomova M. V., Batashev D. R. Location of the cell wall ingrowths in leaf minor veins in relation to the direction of transport fluxes // Abst. X Federation of European Societies of Plant Physiology (FESPP) Congress. Firense (Italy), 1996. P. 178.

Young S. B. The vascular flora of St. Lawrence Island with special reference to floristic zonation in the Arctic regions // Contrib. Gray Herb. Harvard Univ. 1971. Vol. 201. P. 11—115.

Yurtsev B. A. Floristic division of the Arctic // J. Veg. Sci. 1994. Vol. 5. N 6. P. 765—776.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 27 IX 1999

SUMMARY

The distribution of the types of terminal phloem in dicotyledonous species from 36 regional and local floras from different regions of Arctic has been studied. The zonal pattern of changes in typological spectra has been observed. The trend of depauperation of flora in northward direction is shown to be connected with the decreasing number of species with advanced types of phloem terminals. It was the same in all longitudinal sectors of the Russian Arctic. The species with primitive types of terminal phloem are typical of the extreme habitats of polar deserts. The present results are discussed with respect to the general tendency of flora and fauna reduction under extreme environmental conditions and preserving most primitive life forms there.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.47 : 582.949.1

© А. Л. Буданцев, Т. А. Лобова, Н. А. Медведева

СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ ЭРЕМОВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *TEUCRIUM* (*LAMIACEAE*)

A. L. BUDANTSEV, T. A. LOBOVA, N. A. MEDVEDEVA. COMPARATIVE MORPHOLOGY AND ANATOMY OF NUTLETS IN SOME *TEUCRIUM* SPECIES (*LAMIACEAE*)

В результате изучения поверхности плодов 40 видов рода *Teucrium* при помощи сканирующего электронного микроскопа выделены и описаны гладкие, сетчатые, ямчатые, сетчато-воронковидные и продольно-ребристые эремы, а также ультраскульптура их поверхности (ячеистая, морщинистая и сетчатая). По анатомическому строению перикарпия 19 видов рода различаются числом слоев, формой клеток и их содержимым, характером и степенью утолщения клеточных стенок в экзо-, мезо- и эндокарпии. Выраженный рельеф поверхности эремов у большинства видов обусловлен неравномерным числом слоев клеток склеренхимы мезокарпия и проводящими пучками, а ультраскульптура поверхности — характером поверхности экзокарпия и покрывающей его кутикулы.

Ключевые слова: эремы, морфология, скульптура поверхности, *Teucrium*.

Морфологические признаки плодов играют важную роль в систематике сем. *Lamiaceae* Lindl. как на родовом, так и на более высоком уровне. Им придается решающее значение в вопросе о филогенетической связи семейств *Lamiaceae* и *Verbenaceae* St.-Hil. Использование сканирующей электронной микроскопии позволило получить детальную информацию о скульптуре эремов, что в свою очередь дало возможность применять эти признаки для решения спорных проблем в систематике как отдельных родов и подродовых таксонов, так и видов (Rejdali, 1990; Paton, 1992; Sebsebe Demissew, Harley, 1992; Буданцев, 1993а,б; Turner, Delprete, 1996, и др.). Таксономически значимыми оказались и особенности анатомического строения перикарпия (Wojciechowska, 1958, 1961a,b, 1966, 1972; Макарова, 1967; Ryding, 1992a,b, 1993a,b, 1994a—c, 1995; Budantsev, Lobova, 1997).

Род *Teucrium* L. (дубровник) по современным представлениям содержит свыше 100 видов, распространенных в Евразии, Америке, Африке и Австралии (Kastner, 1989). Наиболее подробно разработанная система рода, в основе которой лежат классификации G. Bentham (1832—1836, 1848) и J. Briquet (1895—1897), принадлежит A. Kastner (1989). Согласно этому автору, виды рода входят в состав 6 секций, большая часть которых подразделяется на подсекции. Выделение секций основано как на традиционно используемых в систематике дубровника признаках (жизненные формы, особенности соцветий и чашечки), так и на деталях строения венчика, подробно описанных Kastner (1989). Тем не менее отдельные вопросы таксономии *Teucrium* остаются открытыми. К дополнительным признакам, которые могут иметь таксономическое значение, относятся морфолого-анатомические особенности плодов.

Наиболее подробно изучена скульптура поверхности плодов европейских дубровников. Так, P. Marin с соавт. (1994) исследовали 23 вида из 6 секций (согласно системе, принятой в обработке рода для «Flora Europaea» (Tutin, Wood, 1972)). В результате были описаны различные варианты сетчатой поверхности плодов, а также показано, что морфологические особенности скульптуры и характер опушения эремов, с одной стороны, подтверждают обособленность видов секции *Teucrium*, а с другой — подчеркивают гетерогенность видов секции *Chamaedrys* (Mill.) Schr.

Анатомическое строение околоплодника 10 видов *Teucrium* было исследовано S. Wagner (1914) и B. Wojciechowska (1966). На основании данных этих авторов O. Ryding (1995) выделил основные признаки строения перикарпия для этого рода: мезокарпий из 2—6 рядов паренхимных клеток, без внутреннего ряда клеток с утолщенными стенками, без кристаллов в паренхиме; не менее 3 рядов склеренхимы, склеренхимные клетки звездчатой формы или в виде каменистых клеток, не образующих палисадовидного слоя; наличие кристаллов в склеренхиме; присутствие или отсутствие пор в клетках эндокарпия.

В задачи нашего исследования входили анализ морфологического разнообразия структуры и скульптуры эремов и оценка таксономического значения этих признаков в систематике рода *Teucrium*.

Материал и методика

Материалом для исследований послужили зрелые плоды из коллекции гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE) (табл. 1).

С помощью сканирующего электронного микроскопа JEOL-35 изучали скульптуру поверхности эремов 40 видов рода *Teucrium* различных групп родства. Анато-

ТАБЛИЦА 1

Характер поверхности эремов у видов рода *Teucrium*

Секция, подсекция, вид	Тип эремов	Ультраскульптура поверхности	Исследованный материал
Sect. *Teucriopsis* Benth.			
T. abutiloides L'Her.	Гладкий	Ячеистая	Madeira, pr. Seisal, 1865, G. Mandon, N 200
T. betonicum L'Her.	»	Ячеистая?	Madeira, Gurral das Freias, s. n.
Sect. *Teucrium*			
Subsect. *Teucrium*			
T. bicolor Sm.	»	»	Chili, Elschscholtz, s. n.
T. campanulatum L.	Сетчатый	»	Herb. Siculuum, 1909, Randazzo H. Ross, N 751
T. cubense Jacq.	Ямчатый	»	Mexico, Estado de Coahuila, 1965, R. Keth et al., N 21
T. fruticans L.	Продольно-ребристый	Морщинистая	Italien, Apulien, 1964, J. Damboldt, s. n.
T. orientale L.	Сетчатый	»	Caucasus, distr. Artvin, 1910, N. Popov, N 2341
T. taylori Boiss.	»	»	Армения, окр. Еревана, 1957, А. Еленевский, А. Орлова, s. n.
T. townsendii Vasey et Rose	Гладкий	Ячеистая	Mexico, San Benedicto island, 1903, F. Barkelew, N 170
Subsect. *Cretica* Kastner			
T. africanum Thunb.	Сетчатый	Сосочковидная	Africa austr., 1836, Eiklon, s. n.
T. corymbosum R. Br.	»	»	Tasmanie, 1844, M. Verrcaux, N 121
T. creticum L.	»	Морщинистая	Syria, 1859, M. Karmel, Hohenacker, s. n.

Секция, подсекция, вид	Тип эремов	Ультраскульптура поверхности	Исследованный материал
T. parviflorum Schreb.	Сетчатый	Ячеистая	Азербайджан, Ордубадский р-н, с. Нюс-Нюс, 1954, А. Тахтаджян, Г. Денисова, s. n.
Sect. *Chamaedrys* (Miller) Schreb.			
Subsect. *Chamaedrys* Kastner			
T. canum Fisch. et C. A. Mey.	Гладкий	»	Caucasus, distr. Kuba, in valle fl. Ata-czai, 1900, Alexeenko, N 5552
T. chamaedrys L.	Сетчатый	»	Дагестан, Буйнакский р-н, р. Термейник, 1981, Ю. Меницкий, № 439
T. divaricatum Sieber ex Boiss	»	Сетчатая	Greece pr. Athenas, 1861, Heldreich, N 290
T. syspirense C. Koch	»	Ячеистая	Турция, Трапезундский вилайет, г. Каршут-базар, X 1916, С. Туркевич, s. n.
Subsect. *Polium* (Miller) Kastner			
T. buxifolium Schreb.	Ямчатый	»	Spain, Sierra de Maimon, 1894, E. Reverchon, s. n.
T. cinereum Boiss.	»	»	In fissurus rupris rupium Sierra de Gador, Herb. Fischer, 1837, s. n.
T. compactum Clem. ex Lag.	»	»	Hispania, Veler Rubio, VIII 1883, N. Nellson, s. n.
T. cyprium Boiss.	»	»	Cyprus, Kyrenia, 1940, s. n.
T. eriocephalum Willk.	Сетчатый	»	Hispania, Granada, 1876, E. Hackel, s. n.
T. gnaphalodes L'Her.	Ямчатый	»	Hispania, Baetica c. Ronda, VI 1972, L. Bernardi, N 1375
T. polium L.	»	»	Дагестан, близ сел. Кумторкала, 1961, Н. Цвелев и др., № 4265
Sect. *Isotriodon* Boiss.			
Subsect. *Pycnobotrys* (Benth.) Kastner			
T. nepetoides Leveille	Гладкий	»	China, Yunnan, sep. 1904—1910, E. Maire, N 1009
T. ornatum Hemsl.	»	»	China, Changyang, E. Wilson, N 1451
T. pernyi Franch.	»	»	China, Kungsi, Ku-an-shan, Kuei-lin, 1958, Chen Shao Chin et al., N 556
T. quadrifarium Buch.-Ham.	Сетчатый	»	China, Yunnan, A. Henry, N 9845
T. simplex Vaniot	»	Морщинистая	China, Yunnan, A. Henry, N 10068

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Секция, подсекция, вид	Тип эремов	Ультраскульптура поверхности	Исследованный материал
T. stoloniferum Benth.	Гладкий	Ячеистая	China, Hainan, 1933, Ka Chilx Shan Lau, N 1686
Sect. *Scorodonia* (Hill.) Schreb.			
Subsect. *Scorodonia* Kastner			
T. pseudoscorodonia Desf.	»	»	Algerie, Djebel Santo, 16 V 1883, O. Debeaux, s. n.
T. scorodonia L.	»	»	Slovakia occid., distr. Topolcany, 15 VIII 1938, J. Suza, s. n.
Subsect. *Stachyobotrys* (Benth.) Kastner			
T. arduinii L.	Сетчатый	»	Albania, Scutan, 1897, A. Baldacci, N 195
T. bracteatum Desf.	»	»	Algeria, Oran, 1852, B. Balansa, s. n.
T. collinum Coss. et Bal.	»	»	Marocco, 1875, Mardochee E. Cosson, s. n.
T. hyrcanicum L.	»	»	Дагестан, близ сел. Кумторкала, 1961, Н. Цвелев и др., № 4265
Subsect. *Canadensia* Kastner			
T. canadense L.	»	»	Florida, Collier County, 1969, O. Lakela, F. Almeda, s. n.
Sect. *Scordium* (Miller) Reichenb.			
Subsect. *Scordium* Kastner			
T. scordioides Schreb.	»	»	Кавказ, близ Туапсе, 1904, И. Акинфиев, s. n.
T. scordium L. (*T. abyssinicum* Hochst.)	»	»	In pratis humidis prov. Urahut, III 1846, Schimper, N 1766
Subsect. *Botrys* Kastner			
T. botrys L.	Сетчато-воронковидный	»	Silesiaca, Slack Dolny, VII 1961, J. Fabieszewski, N 373

Примечание. В таблице виды распределены согласно системе, предложенной A. Kastner (1989).

мическое строение перикарпия 19 видов исследовали на временных препаратах. Сухие эремы предварительно размягчали в смеси спирт—глицерин—вода (1 : 1 : 1). Поперечные срезы в срединной части плода толщиной 15—25 мкм готовили на замораживающем микротоме и окрашивали генциановым фиолетовым (Фурст, 1979).

Результаты и обсуждение

Эремы исследованных видов в очертаниях от округлых до продолговатых, к основанию суженные, к верхушке расширенные, без выраженных граней. Площадка прикрепления (ареола) латеральная, достигающая 2/3 поверхности эрема. Одной из отличительных особенностей плодов многих видов рода *Teucrium* является наличие опушения, состоящего из простых и железистых волосков, а также пельтатных железок.

Поверхность эремов исследованных видов имеет гладкий и более или менее выраженный рельеф. Морфология эпидермального слоя перикарпия определяет варианты ультраскульптуры поверхности.

Ультраскульптура гладких эремов ячеистая. Клетки наружной эпидермы перикарпия округлые или полигональные, с приподнятыми антиклинальными стенками (АС) и вогнутыми наружными периклинальными стенками (НПС). Кутикула гладкая (см. таблицу-вклейку, *1, 2*) или струйчатая (см. таблицу-вклейку, *25, 26*). На поверхности эремов таких видов, как *T. ornatum, T. abutiloides, T. pernyi* и др. встречаются рассеянные пельтатные железки, а у *T. stoloniferum* — также и железистые волоски, не отмечавшиеся ранее для плодов этого рода. Простые оттопыренные волоски с бородавчатой поверхностью имеются у *T. betonicum* (см. таблицу-вклейку, *3, 4*).

Эремы с выраженным рельефом можно отнести к 4 типам: сетчатому, ямчатому, сетчато-воронковидному и продольно-ребристому.

Наиболее часто встречаются сетчатые эремы, которые характеризуются более или менее выраженными границами крупных ячеек (см. таблицу-вклейку, *5—8*). Внутри этого типа у большинства видов ультраскульптура поверхности ячеистая с гладкой или струйчатой кутикулой. Морщинистая ультраскульптура, характерная для *T. taylori* (см. таблицу-вклейку, *19, 20*), *T. orientale* и *T. creticum*, образована эпидермальными клетками с неясными границами, погруженными АС, выпуклыми НПС, покрытыми струйчатой кутикулой. У *T. divaricatum* ультраскульптура поверхности сетчатая, для которой характерны клетки с погруженными АС и слегка выпуклыми НПС, покрытыми гладкой кутикулой. Эремы *T. africanum* и *T. corymbosum* (см. таблицу-вклейку, *21, 22*) отличаются сосочковидной ультраскульптурой поверхности наружного слоя перикарпия, с погруженными АС клеток, сосочковидно-оттянутыми НПС, покрытыми гладкой кутикулой. Опушение эремов с сетчатым рельефом составлено в основном пельтатными железками, расположенными, как правило, в углублениях крупных ячеек единично или группами (см. таблицу-вклейку, *9—12*). У *T. parviflorum* наряду с железками встречаются железистые волоски с двухклеточной ножкой (см. таблицу-вклейку, *13, 14*) и простые 4-клеточные трихомы с шероховатой поверхностью. Наиболее высокая частота встречаемости пельтатных железок, покрывающих почти всю поверхность эремов, характерна для *T. africanum* (см. таблицу-вклейку, *15, 16*). У *T. corymbosum* и *T. creticum* эремы в средней и апикальной частях опушены 3—4-клеточными длинными, коническими, заостренными простыми волосками с шероховатой поверхностью. Гладкие одноклеточные и трехклеточные простые волоски, а также железистые волоски с двухклеточной ножкой встречаются у *T. taylori*. В опушении эремов *T. orientale* принимают участие головчатые волоски с одно- и трехклеточной ножкой, а также гладкие простые двухклеточные трихомы.

Ямчатые эремы (см. таблицу-вклейку, *23, 24*) характеризуются образованием на их поверхности углублений округлой или неправильной формы, разделенных сглаженными и широкими утолщениями перикарпия. Ультраскульптура поверхности ячеистая, кутикула гладкая или морщинистая. У *T. gnaphalodes, T. cinereum* и других видов в углублениях расположены железки, а у *T. buxifolium* апикальная часть эремов рассеянно опушена простыми волосками.

Сетчато-воронковидные эремы встречаются у *T. botrys* (см. таблицу-вклейку, *27, 28*). Они отличаются обратноконусовидными углублениями, разделенными четкими

узкими утолщениями перикарпия. Ультраскульптура поверхности ячеистая с гладкой кутикулой.

Продольно-ребристые эремы, обнаруженные у *T. fruticans* (см. таблицу-вклейку, *17, 18*), характеризуются наличием нескольких продольных утолщений (ребер) на их дорсальной стороне. Ультраскульптура поверхности морщинистая. На эремах *T. fruticans* имеются тонкие гладкие простые волоски, уплощенные и более или менее прижатые.

Распределение типов эремов и ультраскульптуры их поверхности среди изученных видов рода *Teucrium* сведено в табл. 1. Из нее видно, что для большей части исследованных видов характерны эремы с выраженным рельефом поверхности. Причем сетчатые эремы встречаются у представителей большинства секций и подсекций. Ямчатые эремы в большей степени характерны для видов подсекции *Polium* секции *Chamaedrys* (из 7 изученных видов только у *T. eriocephalum* эремы сетчатые). Гладкие эремы встречаются у большинства изученных видов подсекции *Pycnobotrys* секции *Isotriodon*, куда входят восточноазиатские виды рода, а также у *T. abutiloides* (секция *Teucriopsis*) и у некоторых видов других секций. Наиболее гетерогенна в отношении признаков поверхности плодов оказалась типовая подсекция рода.

Анализ распределения типов эремов и ультраскульптуры их поверхности не дает оснований утверждать, что существует связь между этими признаками. Так, ячеистая и морщинистая ультраскульптура встречается у разных типов плодов. Более оригинальна сосочковидная поверхность наружного слоя перикарпия, которая отмечена только у 2 видов подсекции *Cretica*: *T. africanum* и *T. corymbosum* с сетчатыми эремами.

Признаки, выявленные при изучении анатомического строения перикарпия, приведены в табл. 2.

Толщина перикарпия у разных видов варьирует от 50 (*T. arduini, T. nepetoides*) до 230 мкм (*T. fruticans*, *T. stoloniferum*). Околоплодник у большинства видов достигает 130—160 мкм толщ.

Кутикула тонкая, гладкая. Исключение составляют *T. fruticans* (см. рисунок, *1*) и *T. corymbosum* (см. рисунок, *2*) с очень толстой кутикулой. Зубчатая или струйчатая кутикула характера для *T. fruticans* (см. рисунок, *3*), *T. orientale* и *T. taylori* (см. рисунок, *7*), которая обусловливает морщинистую ультраскульптуру поверхности эремов.

Экзокарпий однорядный, состоит из тангенциально/радиально вытянутых, или таблитчатых, клеток. НПС, как правило, утолщенные, у некоторых видов пористые. У *T. africanum* (см. рисунок, *1*) НПС в апикальной части клетки оттянутая, создающая сосочковидную ультраскульптуру поверхности. Аналогичная ультраскульптура поверхности эремов у *T. corymbosum* (см. рисунок, *2*) образуется клетками треугольной на срезах формы. АС клеток экзокарпия чаще тонкие, прямые или извилистые; у *T. divaricatum* (см. рисунок, *4*), *T. parviflorum, T. polium, T. scordioides* и *T. stoloniferum* (см. рисунок, *6*) — пористые. У *T. taylori* (см. рисунок, 7) полости клеток в апикальной части оттянуто суженные. Клетки экзокарпия большинства видов содержат коричневый или темно-коричневый пигмент, у *T. corymbosum* (см. рисунок, *2*) и *T. orientale* встречаются кристаллы.

Паренхима мезокарпия 2—6-рядная, пигментированная или без пигмента. Однорядная паренхима характерна для *T. divaricatum* (см. рисунок, *4*). У большинства видов паренхимная часть мезокарпия представлена крупными или уплощенными клетками, а у *T. corymbosum* (см. рисунок, *2*) они в зрелых эремах разрушенные и с рассеянными кристаллами.

Склеренхимная часть мезокарпия у исследованных видов составляет около 2/3—4/5 части перикарпия. Эремы с более или менее выраженным рельефом поверхности отличаются неравномерным числом клеточных слоев склеренхимы (см. рисунок, *12, 14, 15*). Причем максимальное число слоев клеток склеренхимы приходится на возвышенные участки рельефа. Так, например, у *T. corymbosum* склеренхима 4—5-рядная, а на возвышенных местах поверхности эремов число ее

ТАБЛИЦА 2

Строение перикарпия некоторых видов рода *Teucrium*

Вид	Экзокарпий	Паренхима мезокарпия	Склеренхима мезокарпия	Эндокарпий
T. africanum	Кутикула толстая; клетки радиально вытянутые, все стенки утолщенные, НПС сосочковидно оттянутая, АС прямые, в полости содержится пигмент	5—6 рядов уплощенных клеток без пигмента	3—4-рядная, в возвышенных участках рельефа 8—9-рядная, клетки с округлыми полостями и поровыми каналами	Отсутствует
T. arduinii	Кутикула тонкая; клетки тангенциально вытянутые, НПС сильно утолщенная, АС прямые тонкие, в полости содержится пигмент	2 ряда уплощенных клеток — с пигментом	2-рядная, в возвышенных участках рельефа 4-рядная, клетки с округлыми полостями и ветвящимися поровыми каналами	Таблитчатые клетки с утолщенными стенками и пигментом в полости
T. bicolor	Кутикула тонкая; клетки тангенциально вытянутые, НПС сильно утолщенная, АС извилистые тонкие, клетки без пигмента	3—4 ряда уплощенных клеток без пигмента, воздушные полости(?) разделяют паренхиму и склеренхиму	2-рядная, между воздушными полостями 4-рядная, клетки с большими звездчатыми полостями и короткими поровыми каналами	Отсутствует
T. botrys	Кутикула тонкая; клетки радиально вытянутые, НПС сильно утолщенная, АС прямые тонкие, клетки с пигментом в полости	3—4 ряда уплощенных пигментированных клеток, наружный ряд более темный	8—9-рядная, во впадинах 2-рядная, клетки с крупными округлыми полостями и широкими короткими поровыми каналами	Клетки уплощенные, тонкостенные
T. chamaedrys	Кутикула тонкая; клетки таблитчатой формы, НПС утолщенная, пористая, АС прямые тонкие, клетки с постенными остатками содержимого	2 ряда крупных уплощенных клеток без пигмента	6-рядная, в возвышенных участках рельефа 9-рядная, клетки со звездчатыми полостями и ветвящимися поровыми каналами	Клетки крупные, тонкостенные
T. collinum	Кутикула тонкая; клетки таблитчатой формы, НПС слегка утолщенная, АС прямые тонкие, клетки с пигментом в полости	2 ряда сильно уплощенных клеток с пигментом	1—2-рядная, в возвышенных участках рельефа 3—4-рядная, клетки палисадовидные с крупными полостями, в базальной части с немногочисленными поровыми каналами	Таблитчатые клетки с утолщенными стенками и пигментом в полости
T. compactum	Кутикула тонкая; клетки радиально вытянутые, НПС сильно утолщенная, АС извилистые тонкие, клетки с пигментом в полости	2 ряда сильно уплощенных клеток с пигментом, клетки наружного ряда более крупные	1—2-рядная, в возвышенных участках рельефа 4-рядная, клетки палисадовидные с крупными полостями, в базальной части с немногочисленными поровыми каналами	Клетки крупные, уплощенные, с пористыми стенками

T. corymbosum	Кутикула очень толстая; клетки мелкие, треугольной на срезе формы, НПС и АС тонкие, в полости содержатся единичные кристаллы	4—6 рядов сильно уплощенных и большей частью разрушенных клеток, с рассеянными кристаллами	4—5-рядная, в возвышенных участках рельефа 12-рядная, клетки с крупными округлыми полостями и короткими поровыми каналами	Клетки мелкие, тонкостенные, уплощенные
T. divaricatum	Кутикула тонкая; клетки таблитчатой формы, первичная НПС тонкая, целлюлозная, вторичные ее утолщения толстые, лигнифицированные, АС тонкие, пористые, клетки с пигментом в полостях	1 ряд сильно уплощенных пигментированных клеток	3—4-рядная, в возвышенных участках рельефа 5-рядная, клетки с крупными округлыми полостями и ветвящимися поровыми каналами	Клетки мелкие, тонкостенные, уплощенные
T. fruticans	Кутикула толстая зубчатая; клетки таблитчатой формы, АС утолщенные прямые, НПС более сильно утолщенная, клетки с остатками содержимого и пигментом	4—6 рядов крупных неуплощенных клеток с постенными остатками содержимого	4—5-рядная, в возвышенных участках рельефа 8-рядная, клетки со звездчатыми полостями и поровыми каналами	Клетки тонкостенные, уплощенные
T. gnaphalodes	Кутикула тонкая; клетки тангенциально вытянутые, НПС утолщенная, АС тонкие, извилистые, клетки с пигментом в полости	2 ряда: клетки верхнего — более крупные, пустые, нижнего — уплощенные пигментированные	5-рядная, в возвышенных участках рельефа 9-рядная, клетки с крупными звездчатыми полостями и короткими поровыми каналами	Клетки мелкие, тонкостенные, уплощенные, с пигментом
T. nepetoides	Кутикула тонкая; клетки тангенциально вытянутые, НПС сильно утолщенная, АС тонкие, извилистые, клетки заполнены пигментом	2—3 ряда крупных неуплощенных клеток	Однорядная, клетки палисадовидные, в апикальной части с расширенными полостями, суженными к центру, в базальной части с разветвленными поровыми каналами	Клетки таблитчатые, крупные, с мелкопористыми стенками
T. orientale	Кутикула тонкая, струйчатая; клетки тангенциально вытянутые, НПС сильно утолщенная, АС тонкие, извилистые, полости с пигментом и редко с кристаллами	2—4 ряда уплощенных клеток без пигмента	4—5-рядная, в возвышенных участках рельефа 8-рядная, клетки со звездчатыми полостями и ветвистыми поровыми каналами	Клетки уплощенные, тонкостенные
T. ornatum	Кутикула тонкая; клетки тангенциально вытянутые, НПС утолщенная, вогнутая, АС утолщенные, прямые, полости клеток заполнены пигментом	2—3 ряда уплощенных клеток с пигментом	2—4-рядная, клетки крупные, с узкими полостями, поровые каналы отсутствуют	Клетки таблитчатые, с уплощенными стенками, НПС более сильно утолщена, полости клеток по краям заполнены пигментом

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Вид	Экзокарпий	Паренхима мезокарпия	Склеренхима мезокарпия	Эндокарпий
T. parviflorum	Кутикула тонкая; клетки радиально вытянутые, НПС утолщенная, АС прямые, пористые	4—5 рядов крупных клеток без пигмента	4-рядная, в возвышенных участках рельефа 8-рядная, клетки со звездчатыми полостями и ветвящимися поровыми каналами	Клетки таблитчатые, крупные, с мелкопористыми стенками
T. polium	Кутикула тонкая; клетки таблитчатой формы, НПС утолщенная, пористая, АС тонкие, извилистые, пористые	2 ряда уплощенных, пигментированных клеток; клетки наружного ряда более крупные, темные	3-рядная, в возвышенных участках рельефа 9-рядная, клетки со звездчатыми полостями и ветвящимися поровыми каналами	Клетки уплощенные, тонкостенные, с пигментом
T. scordioides	Кутикула тонкая; клетки радиально вытянутые, НПС утолщенная, АС тонкие, прямые, пористые, клетки с пигментом в полости	2—3 ряда крупных клеток без пигмента	3-рядная, в возвышенных участках рельефа 5-рядная, клетки с округлыми полостями и ветвящимися поровыми каналами	Клетки мелкие, уплощенные, тонкостенные
T. stoloniferum	Кутикула тонкая; клетки тангенциально вытянутые, НПС и АС тонкие, пористые, клетки с пигментом и остатками содержимого	2—3 ряда уплощенных клеток, наружный ряд пигментированный	6—8-рядная, клетки с извилистыми стенками, звездчатой полостью и разветвленными поровыми каналами	Клетки таблитчатые, с извилисто-складчатыми утолщениями стенок, с пигментом
T. taylori	Кутикула тонкая, зубчатая; клетки радиально вытянутые, НПС сильно утолщенная, АС прямые тонкие, полости клеток оттянуто суженные кверху с остатками пигментированного содержимого в центре	3—5 рядов крупных клеток без пигмента	4—5-рядная, в возвышенных участках рельефа 10-рядная, клетки со звездчатыми полостями и ветвистыми поровыми каналами	Клетки крупные, таблитчатые, с уплощенными стенками

рядов увеличивается до 12. У *T. arduinii*, с менее выраженным рельефом, число рядов клеток склеренхимы увеличивается с 2 до 4 (см. рисунок, *14*). Наиболее резкая граница числа слоев склеренхимы наблюдается у *T. botrys*, который имеет сетчато-воронковидные эремы. У этого вида на дне воронковидных углублений поверхности эремов склеренхима 2-рядная, тогда как на остальных участках число ее рядов увеличивается до 8—9 (см. рисунок, *15*). У *T. africanum*, *T. fruticans, T. parviflorum, T. taylori* над склеренхимой в возвышенных участках рельефа могут проходить проводящие пучки (см. рисунок, *12*).

У видов с гладкими эремами число слоев клеток склеренхимы остается постоянным (см. рисунок, *11*). Исключение составляет *T. bicolor* (см. рисунок, *5, 13*), который имеет участки с различным числом слоев клеток склеренхимы, но гладкие эремы. Причиной этого является наличие воздушных полостей (?), которые разделяют паренхиму мезокарпия и склеренхиму.

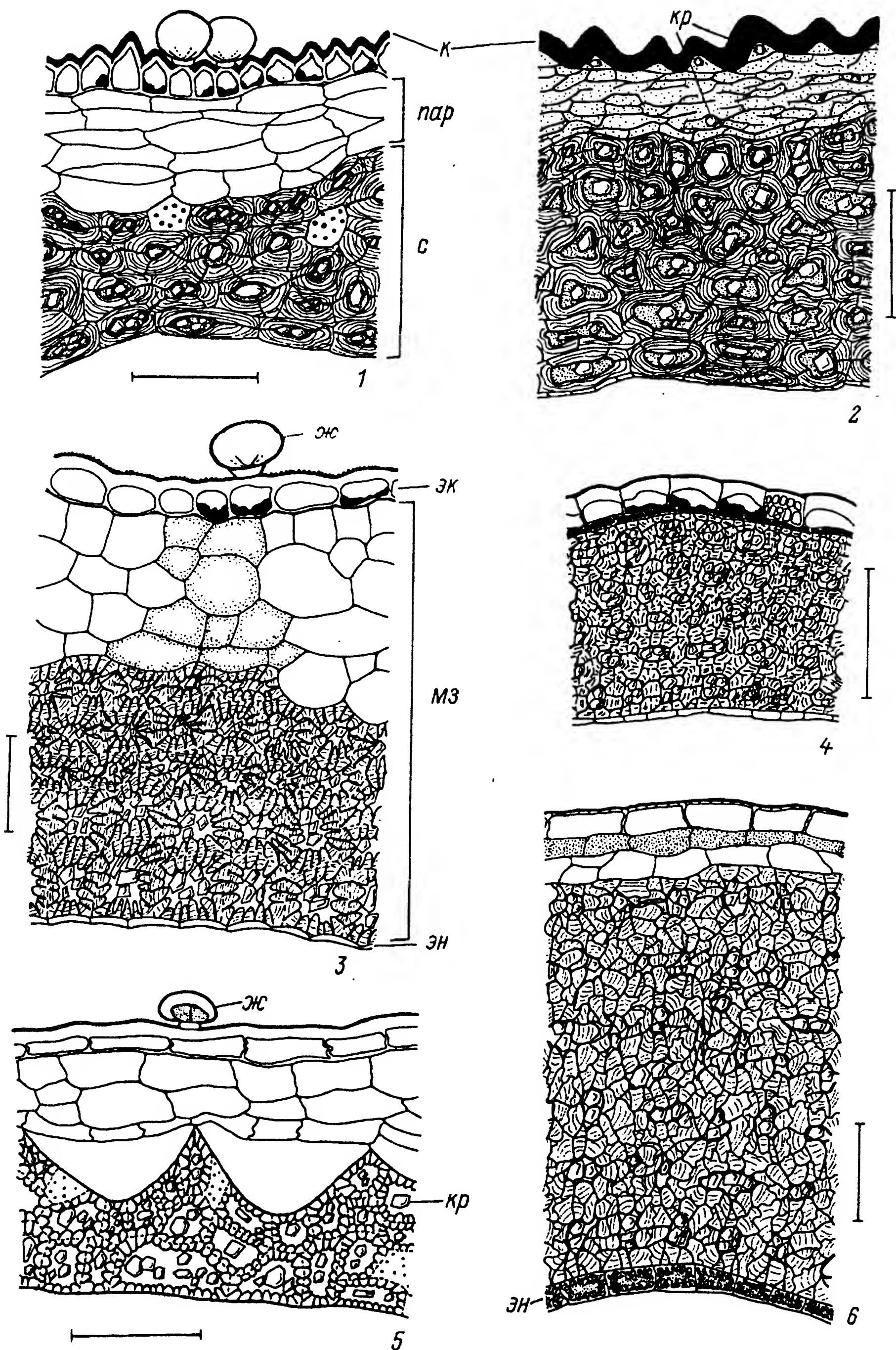
У исследованных видов склеренхимные клетки первых 3 внутренних рядов чаще всего более крупные, а в наружных рядах утолщений в основном очень мелкие. Клетки склеренхимы у большей части видов имеют центральную округлую или звездчатую полость, заполненную крупными и мелкими кристаллами, и радиальные поровые каналы. У *T. collinum* и *T. compactum* (см. рисунок, *9*) склеренхима состоит из 1—2 рядов палисадовидных клеток с крупными полостями и немногочисленными поровыми каналами. Узкая полость и отсутствие поровых каналов характерны для клеток *T. ornatum* (см. рисунок, *8*). Среди изученных видов наиболее сильно отличается *T. nepetoides*, у которого склеренхима занимает менее половины толщины перикарпия (см. рисунок, *11*) и представлена одним ровным слоем палисадовидных клеток (см. рисунок, *10*). Их полости в апикальной части расширенные, суженные к центру клетки, а в базальной части с разветвленными поровыми каналами.

Эндокарпий в зрелых эремах присутствует у всех видов, за исключением *T. africanum* и *T. bicolor*. У *T. compactum, T. nepetoides* и *T. parviflorum* клеточные стенки пористые, у *T. stoloniferum* (см. рисунок, *6*) они имеют извилисто-складчатые утолщения.

Общую характеристику структуры перикарпия *Teucrium*, приведенную Ryding (1995), можно дополнить следующими признаками: паренхима мезокарпия 1—6-рядная, кристаллы в экзо- и мезокарпии, 1—6-рядная склеренхима, палисадовидный слой склеренхимы у некоторых видов.

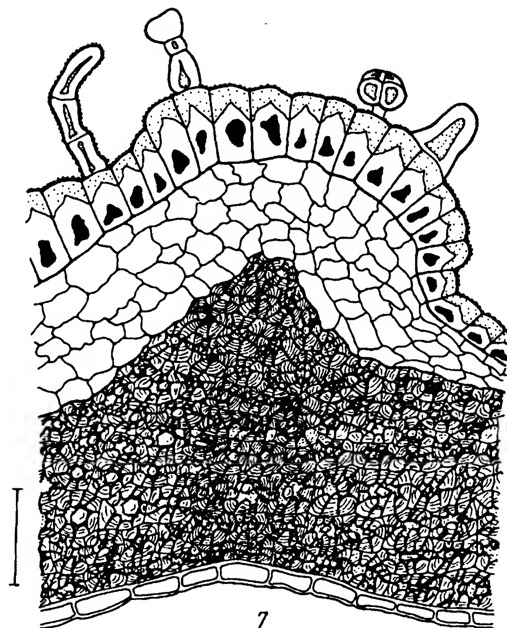
Сравнительный анализ строения перикарпия у исследованных видов показывает, что большинство их различается по набору признаков экзо-, мезо- и эндокарпия. Особенности структуры перикарпия можно использовать при различении групп родственных видов. Так, например, *T. ornatum* и *T. stoloniferum*, которые относятся к подсекции *Pycnobotrys* секции *Isotriodon* и имеют гладкие эремы, различаются по характеру утолщений клеточных стенок и содержимому клеток экзокарпия; наличию пигмента в паренхиме; числу слоев клеток склеренхимы, их размерам, присутствию поровых каналов, а также по особенности утолщений клеточных стенок эндокарпия. По строению перикарпия среди изученных видов наиболее сильно отличается *T. nepetoides*, своеобразная склеренхима которого в большей степени характерна для родов трибы *Nepeteae* (Budantsev, Lobova, 1997).

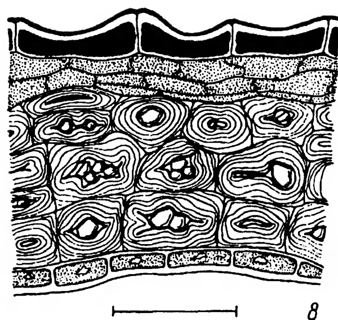
Таким образом, выраженный рельеф поверхности эремов у большинства исследованных видов рода *Teucrium* обусловлен неравномерным числом слоев клеток склеренхимы. Ультраскульптура поверхности наружного слоя перикарпия объясняется как особенностями строения клеток экзокарпия, так и характером кутикулы. В то же время однотипные по форме рельефа эремы могут различаться по анатомическому строению перикарпия. Признаки структуры перикарпия могут иметь таксономическую значимость на видовом уровне в отличие от признаков поверхности эремов, которые, вероятно, могут характеризовать группы родственных видов.

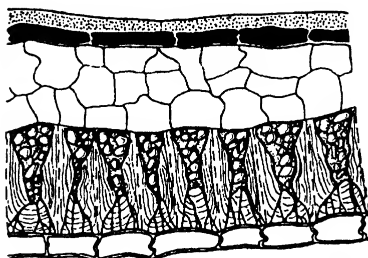


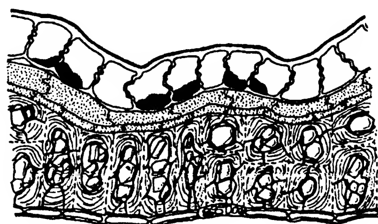
Анатомия перикарпия видов *Teucrium* (*11—15* — схема).

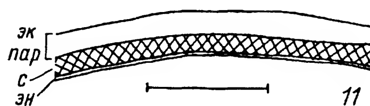
1 — *T. africanum*; *2* — *T. corymbosum*; *3, 12* — *T. fruticans*; *4* — *T. divaricatum*; *5, 13* — *T. bicolor*; *6* — *T. stoloniferum*; *7* — *T. taylori*; *8* — *T. ornatum*; *9* — *T. compactum*; *10, 11* — *T. nepetoides*; *14* — *T. arduinii*; *15* — *T. botrys*. *ж* — железки, *к* — кутикула, *кр* — кристаллы, *мз* — мезокарпий, *пар* — паренхима мезокарпия, *с* — склеренхима, *эк* — экзокарпий, *эн* — эндокарпий. Масштабная линейка: *1, 3, 5, 7—10, 12—15* — *50 мкм*; *2, 4, 6* — 25 мкм, *11* — 20 мкм.


7

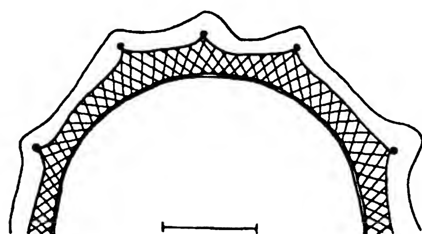

8

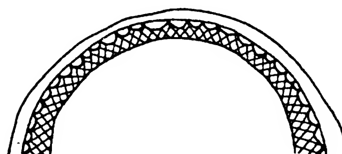

10

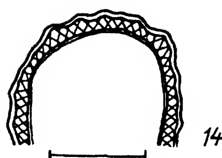

9

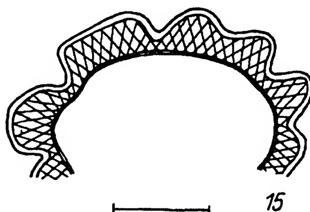


11


12


13


14


15

Продолжение рисунка.

Авторы выражают благодарность Е. Н. Немирович-Данченко за ценные рекомендации и интерес к представленной работе.

Данное исследование поддержано грантом Президента РФ № 96-15-97061.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буданцев А. Л. Особенности ультраструктуры поверхности плодов видов рода *Nepeta* (*Lamiaceae*) // Бот. журн. 1993а. Т. 78. № 4. С. 80—87.

Буданцев А. Л. Особенности ультраструктуры поверхности плодов некоторых видов трибы *Nepeteae* (*Lamiaceae*) // Бот. журн. 1993б. Т. 78. № 5. С. 100—108.

Макарова З. И. О значении анатомического строения околоплодника для систематики трибы *Nepeteae* семейства *Labiatae* // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 1. С. 33—41.

Фурст Г. Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. М., 1979. 155 с.

Bentham G. Labiatarum genera et species. London, 1832—1936. 783 + LXVIII p.

Bentham G. Labiatae / A. De Candolle. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1848. Vol. 12. P. 27—603.

Briquet J. Labiatae / A. Engler, K. Plantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1895—1897. T. 4. Abt. 3a. S. 183—375.

Budantsev A. L., Lobova T. A. Fruit morphology, anatomy and taxonomy of tribe *Nepeteae* (*Labiatae*) // Edinb. Journ. Bot. 1997. Vol. 54. N 2. P. 183—216.

Kastner A. Übersicht zur systematischen Gliederung der Gattung *Teucrium* L. // Biocosme Mesogeen. 1989. Vol. 6. N 1—2. P. 63—77.

Marin P. D., Petkovic B., Duletic S. Nutlet sculpturing of selected *Teucrium* species (*Lamiaceae*): a character of taxonomic significance // Pl. Syst. Evol. 1994. Vol. 192. P. 199—214.

Paton A. The adaptive significance of calyx and nutlet morphology in *Scutellaria* // Advances in Labiatae science. Ed. by R. M. Harley, T. Reynolds. Kew, 1992. P. 203—210.

Rejdali M. Seed morphology and taxonomy of North African species of *Sideritis* L. (*Lamiaceae*) // Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 1990. Vol. 103. P. 317—324.

Ryding O. Pericarp structure and phylogeny within *Lamiaceae* subfamily *Nepetoideae* tribe *Ocimeae* // Nordic Journ. Bot. 1992a. Vol. 12. P. 273—298.

Ryding O. The distribution and evolution of myxocarpy in *Lamiaceae* // Advances in Labiatae science. Ed. by R. M. Harley, T. Reynolds. Kew, 1992b. P. 85—96.

Ryding O. Pericarp structure and systematic positions of five genera of *Lamiaceae* subg. *Nepetoideae* tribe *Ocimeae* // Nordic Journ. Bot. 1993a. Vol. 13. P. 631—635.

Ryding O. Pericarp structure of *Leucas* and related genera (*Lamiaceae* subfam. *Lamioideae*) // Nordic Journ. Bot. 1993b. Vol. 13. P. 637—646.

Ryding O. Pericarp structure and phylogeny of *Lamiaceae* subfamily *Pogostemonoideae* // Nordic Journ. Bot. 1994a. Vol. 14. P. 59—63.

Ryding O. Pericarp structure in the subtribe *Melittidinae* (*Lamiaceae—Lamioideae*) and its systematic implications // Bot. Jahrb. Syst. 1994b. T. 115. P. 547—555.

Ryding O. Pericarp structure in the tribe *Prasieae* (*Lamiaceae—Lamioideae*) and its systematic implications // Bot. Jahrb. Syst. 1994c. T. 116. P. 391—399.

Ryding O. Pericarp structure and phylogeny of the *Lamiaceae—Verbenaceae*-complex // Pl. Syst. Evol. 1995. Vol. 198. P. 101—141.

Sebsebe Demissew, Harley R. Trichome, seed surface and pollen characters in *Stachys*, *Lamioideae* (*Labiatae*) in tropical Africa // Advances in Labiatae science / Ed. by R. M. Harley, T. Reynolds. Kew, 1992. P. 149—166.

Turner B. L., Delprete P. G. Nutlet sculpturing in *Scutellaria* sect. *Resinosa* (*Lamiaceae*) and its taxonomic utility // Pl. Syst. Evol. 1996. Vol. 199. P. 109—120.

Tutin, D. Wood. Teucrium L. // Flora Europaea. Cambridge, 1972. Vol. 3. P. 129—135.

Wagner S. Contribution à l'étude anatomique du fruit des Labiées. Thése. Paris, 1914. Lons-Le Saunier.

Wojciechowska B. Taxonomy, morphology and anatomy of seeds in the genus *Salvia* // Monogr. Bot. 1958. Vol. 6. P. 1—56.

Wojciechowska B. Fruits the Middle European species of *Prunella* // Monogr. Bot. 1961a. Vol. 12. P. 49—87.

Wojciechowska B. Fruits in the Middle European species of some genera of *Stachyoideae* // Monogr. Bot. 1961b. Vol. 12. P. 89—120.

Wojciechowska B. Morphology and anatomy of fruits and seeds in the family *Labiatae* with particular respect to medicinal species // Monogr. Bot. 1966. Vol. 21. P. 1—244.

Wojciechowska B. Morphology and anatomy of fruits of *Scutellaria, Chaiturus, Galeobdolon* and *Sideritis* of *Labiatae* // Monogr. Bot. 1972. Vol. 37. P. 137—168.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 2 IX 1998

SUMMARY

The results of a detailed SEM study of nutlet morphology in 40 *Teucrium* species are presented. Smooth, reticulate, pitted, reticulate-funnelform and longitudinal-ribbed nutlets are described; the ultrasculpture of the surface of external pericarp layer (cellular, rugose and reticulare) are defined. The study of pericarp anatomical structure in 19 *Teucrium* species showed that they differ by the number of layers, shape and contents of cells, thickenings of cell walls in exo-, meso- and endocarp. The relief of the nutlet surface in the majority of the species is a result of variations in the number of cell layers in sclerenchyma region and in the disposition of vascular bundles, but peculiarities of the ultrasculpture are conditioned by exocarp surface and cuticle.

УДК 581.47/.48 : 582.736

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 2

© **И. В. Борисова**

О ГЕТЕРОКАРПИИ И ГЕТЕРОСПЕРМИИ *CARAGANA MICROPHYLLA* (*FABACEAE*)

I. V. BORISOVA. ON HETEROCARPY AND HETEROSPERMY OF *CARAGANA MICROPHYLLA* (*FABACEAE*)

У *Caragana microphylla* выявлены как гетерокарпия — различные размеры бобов и их окраска, так и гетероспермия. Последняя проявляется в различных размерах и форме семян, но особенно в большом разнообразии окраски семян. Эти структурные и количественные признаки неоднородности семян отражаются и на различной их всхожести, длительности прорастания, начале прорастания.

Ключевые слова: *Caragana*, бобы, семена, окраска, размеры, форма, гетерокарпия, гетероспермия.

Caragana microphylla (Pall.) Lam. — карагана мелколистная — невысокий (40—80 см, реже до 1 м) геоксильный кустарник, имеющий подземные (гипогеогенные) горизонтальные корневища (ксилоризомы), благодаря которым в надземной части образует сквозистые куртины до 2.5—3.0 м в диам. По Е. М. Лавренко и Р. И. Никулиной (1988), это степной гемипсаммофил с восточнодаурско-восточномонгольским типом ареала.

C. microphylla — пастбищное растение, которое хорошо поедается овцами и особенно козами (однолетние побеги, цветки). Верблюды также во все времена года удовлетворительно едят эту карагану (Юнатов, 1954).

C. microphylla обильно цветет в июне (раннелетнее растение по времени цветения), плодоносит в июле—августе, семена созревают в сентябре. Бобы линейные плоские, длина их в 7—8 раз превышает ширину (Пояркова, 1945). Семенная продуктивность *C. microphylla* в сухих степях составляет 10—20 семян на 1 побег, а урожайность семян — 2 семени на 1 м^2. Всходы встречаются, но не ежегодно и в небольшом числе — 0.5 экз./м^2 (Сухие..., 1988).

Основные сведения о всхожести семян этой караганы опубликованы (Беспалова и др., 1984). Так, оптимальная температура прорастания семян составляет 15—16 (25) °С. Свежесобранные семена показали хорошую всхожесть (100 %), после 5 лет хранения она все еще была высокой и составляла 92 %. Характер прорастания

ТАБЛИЦА 1

Характеристика бобов и семян различных возрастных групп *Caragana microphylla* (1984 г.)

Возрастная группа	Цвет бобов	Средние размеры боба, мм	Среднее число семян в бобе (% плохих)	Размеры семян, мм	Цвет семян
Молодые особи	Зеленовато-светло-бурые	27.7×4.1	4.5(17)	3.5—5.5×2.0—3.5	Зеленовато-бурые, буровато-зеленые
Средневозрастные особи	Желтые, желто-бурые, бурые	31.0×4.1	4.0(56)	3.5—6.0×2—3	Буровато-зеленые пестрые (крапчатые), буровато-зеленые, желтовато-зеленые
Стареющие особи	Желтые, бурые	26.5×4.2	3.3(63)	3.5—6.0×2.0—3.5	Зеленые с зачатками крапин, бурые, буровато-зеленые
Старые особи	Зеленые, зеленовато-желтые, бурые	32.0×4.2	5.7(17)	3.0—6.0×1.5—4.0	Зеленые пестрые, темно-зеленые пестрые, бурые, зеленые, желтовато-бурые, желтовато-зеленые, зеленовато-бурые с зачатками крапин

свежесобранных и хранившихся семян различен. Первые прорастают все за одну неделю, а период прорастания хранившихся семян (сухое хранение) растягивается до 30 сут и значительно более. Во втором случае в первые дни прорастает основная масса семян, а затем прорастают в основном единичные семена с перерывами в один—несколько дней. Это свидетельствует о наличии у караганы не только мягких, но и твердых семян, т. е. о физиологической гетерокарпии, или, вернее, гетероспермии.

Гетероспермия — биологическая неоднородность семян (Левина, 1967а, б; Попцов, 1976). Она проявляется в морфологических различиях семян одной особи растения или одного соцветия, в глубине и длительности их покоя, в продолжительности сохранения жизнеспособности и др. (Левина, 1981).

Мы используем в данной статье как термин «гетероспермия», так и термин «гетерокарпия». Далее речь пойдет в основном о разнокачественности семян *C. microphylla*. Поскольку более важны не морфологические, а физиологические различия семян (Левина, 1967б), изучалась всхожесть разнокачественных семян. Методика проращивания семян опубликована ранее (Беспалова и др., 1984).

Бобы *C. microphylla* были собраны в Монголии в 1983 и 1984 гг. в 100 км к востоку от Хара-Харина Т. И. Казанцевой и в 1984 г. в сомоне Унджул (Центральный аймак) Т. И. Казанцевой и Р. В. Камелиным.

Кроме указанных выше особенностей всхожести семян *C. microphylla* выявлено влияние на прорастание семян возраста и размера куста, положения бобов на кусте, а также света. Особое внимание было уделено изучению неоднородности семян и их всхожести.

Установлено, что свет оказывает влияние не на всхожесть семян, а на скорость их прорастания. Так, опыты с хранившимися в течение 5 лет семенами показали, что всхожесть на свету и в темноте была почти одинакова — 94 и 88 %, но на свету в 2.5 раза ускоряется прорастание (14 сут против 35 в темноте). Максимум проросших семян (44 %) в том и другом случае наблюдался на 4-е сут.

У разновозрастных особей *C. microphylla* выражена как гетерокарпия, так и гетероспермия. Гетерокарпия проявляется в различной окраске бобов, в средней

ТАБЛИЦА 2

Всхожесть семян разновозрастных особей *Caragana microphylla*

Возрастная группа	Начало прорастания, сут	Энергия прорастания, %				Всхожесть, %	Длительность прорастания, сут
		Сутки					
		3-и	5-е	7-е	10-е		
Молодые особи	3	20	33	40	66	100	82
Средневозрастные особи	4	0	28	43	66	83	22
Стареющие особи	4	0	30	—	—	30	5
Старые особи	3	7	21	50	50	63	19

длине боба, среднем числе семян в бобе (табл. 1). Гетероспермия представлена неоднородностью размеров семян, цветом семян (табл. 1), а также физиологической неоднородностью семян (табл. 2): различными всхожестью, общей длительностью и энергией прорастания семян. Интересно отметить, что старые особи имеют большее число семян в бобе (в основном за счет уменьшения их размеров), разнообразную окраску семян и относительно высокую всхожесть по сравнению с таковыми у стареющих, а иногда и у средневозрастных особей. Естественно, что молодые особи образуют семена с наиболее высокой всхожестью, а семена у средневозрастных особей быстрее прорастают, чем у молодых.

Разновозрастные куртины *C. microphylla* состоят из отдельных кустов. Т. И. Казанцевой в 1984 г. были собраны бобы с кустов различного размера и с разных частей куста.

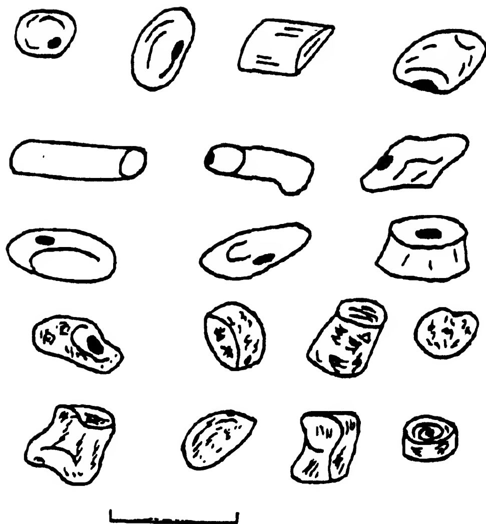
Неоднородность бобов и семян на кустах разного размера проявляется в основном в числе бобов, числе здоровых и доле плохих семян (табл. 3). Всхожесть семян с этих кустов различна: наименьшая она у семян с больших кустов, практически одинакова у семян с мелких и средних кустов. Положение бобов на кусте также отражается на числе бобов, числе здоровых семян и доле плохих и, как следствие, на всхожести (табл. 3). Наиболее всхожие семена образуются в средней части куста — они быстрее прорастают и имеют более высокую всхожесть, чем семена с верхней и нижней частей куста. В 1984 г. семена караганы были очень сильно

ТАБЛИЦА 3

Прорастание семян *Caragana microphylla*, собранных с различных по размеру кустов и с разных частей куста

Относительный размер куста; часть куста	Число бобов	Число здоровых семян в бобе	Доля плохих семян, %	Начало прорастания, сут	Длительность прорастания, сут	Всхожесть, %
Размер куста						
большой	66(26—125)	1.5(1—2)	54(0—100)	1—20	1—79	45(7—100)
средний	60(29—89)	1.4(1—2)	32(3—73)	2—9	3—71	68(13—100)
мелкий	7(5—10)	3.0(1—4)	38(0—100)	2—8	1—90	69(33—100)
Часть куста						
верхняя	5(6)	4(3—7)	59	3—6	33—54	36(17—57)
средняя	2(3)	2(1—3)	66	3—54	1	67(33—100)
нижняя	5(6)	5(1—9)	87	3	1—5	29(10—67)

Примечание. Перед скобками приведены средние данные, в скобках — крайние значения. При оценке различных частей куста размеры их не учитывались.



Разнообразная форма семян *Caragana microphylla*. Масштабная линейка — 1 см.

поражены насекомыми, что определило высокий процент плохих семян как на кустах различного размера (до 100 %), так и на разных частях кустов (59—87 %).

Неоднородность семян *C. microphylla* очень разнообразна. Она проявляется в различной их форме, размерах и окраске — это количественные и структурные признаки гетероспермии, по Р. Е. Левиной (1981). Характерна для нее и физиологическая неоднородность семян — различная всхожесть и длительность прорастания.

Семена этого вида караганы имеют различную форму (см. рисунок), причем в одном бобе форма семян может быть разной: почковидной (типа «фасоли»), горошины различного размера, палочковидной и неопределенной («усеченные пирамидки», «чурбачки» разного размера и др.). С этим связаны и неодинаковые размеры семян.

Просмотр 670 семян различной формы показал, что в целом преобладают относительно крупные почковидные семена (0.45—0.7 × 0.4—0.55 см), их примерно 50 %. Средние по размерам семена (0.35—0.4 × 0.3—0.4 см) чаще всего представлены горошинами. Мелкие семена (0.3—0.4 × 0.5—0.25 см) обычно имеют форму горошин или неопределенную. Деление по размерам на крупные, средние и мелкие семена, конечно, условно; прорастание их (в среднем) несколько различается (табл. 4).

Мелкие семена в среднем быстрее начинают прорастать, длительность прорастания их несколько короче, чем у средних, а всхожесть наименьшая, так как у них выше процент твердых семян. Это подтверждает выводы М. В. Раковой (1973а, б), изучавшей семена дикорастущих бобовых и показавшей, что твердосемянность более свойственна мелким семенам.

Крупные семена начинают прорастать позже, чем мелкие и средние, длительность прорастания их наименьшая, а всхожесть более высокая. Вероятно, среди них больше мягких семян.

Особенно велико разнообразие семян *C. microphylla* по окраске. Основные цвета такие: зеленые однотонные и пестрые (т. е. с крапинами), темно-зеленые однотонные и пестрые, бурые однотонные и пестрые, светло-бурые однотонные и пестрые, зеленовато-бурые однотонные и пестрые, светло-желтые однотонные и пестрые, светло-зеленые однотонные и пестрые, желтовато-зеленые однотонные и пестрые, желтые только однотонные, черные только пестрые. Пестрота может быть различной степени: от зачатков крапин до их большого количества. Возможно, расцветка семян как-то сочетается и со степенью их твердости или мягкости. Нам не удалось достоверно установить: на одном кусте имеются одинаковые по цвету семена или разные, а также в одном бобе разные или одинаковые по цвету семена. По-видимому, в основном одинаковые, но, возможно, встречаются иногда и разные.

В различные годы (1983 и 1984) всхожести семян одного цвета и разного различались (табл. 5). Это связано, конечно, с разным качеством семян в эти годы. Семена 1984 г. позже начинали прорастать, но быстрее (кроме темно-зеленых) прорастали. Всхожесть их была более низкой. Длительности прорастания семян разного цвета в том и другом году сильно различались, всхожесть в 1983 г. была у них высокой, а в 1984 г. более низкой и неодинаковой.

ТАБЛИЦА 4

Прорастание семян различного размера у *Caragana microphylla*

Размер семян	Начало прорастания, сут	Длительность прорастания, сут	Всхожесть, %
Крупные	6.5	12.5	56
Средние	4.0	19.2	54
Мелкие	3.0	15.1	45

Примечание. Приведены средние данные по проращиванию 670 семян различной окраски.

ТАБЛИЦА 5

Прорастание разных по цвету семян *Caragana microphylla* в различные годы

Цвет	Число проб/число семян в пробе		Начало прорастания, сут		Длительность прорастания, сут		Всхожесть, %	
	1983 г.	1984 г.	1983 г.	1984 г.	1983 г.	1984 г.	1983 г.	1984 г.
Бурые однотонные	2/65	12/2.4	2	4	30	6	97	48
Светло-зеленые однотонные	1/27	1/1	3	14	20	1	92	100
Зеленовато-бурые однотонные	2/89	1/2.5	2	3	102	2	90	64
Светло-зеленые пестрые	1/46	3/1.7	2	8	115	13	98	72
Тёмно-зеленые пестрые	1/86	1/9	2	2	157	182	98	100
Зеленовато-бурые пестрые	4/51	1/5	2	5	182	11	96	83

Примечание. Приведены средние данные.

Сравнение средних данных по прорастанию однотонных и пестрых семян показало (табл. 6), что, как правило, пестрые семена начинают прорастать несколько позже однотонных (кроме бурых, светло-бурых и светло-зеленых), длительность их прорастания больше, чем у однотонных (кроме светло-желтых и желтовато-зеленых), а всхожесть выше (кроме светло-зеленых). Таким образом, пестрота в окраске семян

ТАБЛИЦА 6

Прорастание однотонных и пестрых по цвету семян *Caragana microphylla*

Цвет	Число проб/число семян в пробе		Начало прорастания, сут		Длительность прорастания, сут		Всхожесть, %	
	1	2	1	2	1	2	1	2
Зеленые	7/6	12/7.5	2.6	5.8	6	34	67	76
Темно-зеленые	1/3	1/9	0	2	0	182	0	100
Бурые	12/2.4	18/11	4	4	5.8	28.4	47.5	49
Светло-бурые	4/3.7	4/6.3	2.5	2.2	2	34.5	49	68
Зеленовато-бурые	2/2.5	1/5	3	5	2	11	63.5	83
Светло-желтые	1/3	2/1	6	28.5	33	1	33	66.5
Светло-зеленые	1/1	3/1.7	14	7.7	1	13	100	72
Желтовато-зеленые	4/3	1/1	4.5	30	5	1	100	100

Примечание. 1 — однотонные по цвету семена, 2 — пестрые. Приведены средние данные. Темно-зеленые однотонные семена не взошли.

(крапины), несомненно, играет какую-то роль в прорастании семян, а возможно, и в степени их твердости.

Интересно отметить, что многие пестрые семена 1984 г. не теряли при прорастании своей пестроты, а пестрые семена в 1983 г. становились однотонными. С чем связано это явление? Объяснения пока нет.

Заключение

У *Caragana microphylla* выражены как гетерокарпия, так (в особенности) и гетероспермия. Выявлены количественные (размеры бобов) и структурные (окраска бобов) признаки гетерокарпии. Особенно велико число признаков гетероспермии: количественные (размеры семян — крупные, средние и мелкие), структурные (разнообразие формы и окраски семян) и физиологические (различные всхожесть, начало и длительность прорастания). Кроме того, физиологическая неоднородность семян свойственна разновозрастным особям караганы, семенам различных по размеру парциальных кустов и семенам, расположенным в разных частях куста (верхней, средней и нижней).

В одном бобе в основном развиваются семена одинакового цвета, но разного размера и различной формы. На одном кусте семена в бобах одинаковые: либо однотонные, либо пестрые (с крапинами). Не выяснено достоверно, однородны ли по цвету семена на одном кусте и в одном бобе.

Мягкие семена, по-видимому, характерны в основном для средневозрастных особей, для средних и мелких парциальных кустов. Они образуются в нижней части кустов, крупные по размеру и чаще всего однотонные (зеленые или бурые) по цвету. Твердые семена обычно мелкие, встречаются у молодых особей, на больших кустах, в средней их части. Для окончательного подтверждения этих выводов нужны более тщательные наблюдения.

Автор благодарен Т. И. Казанцевой и Р. В. Камелину за сбор материалов для этой статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беспалова З. Г., Борисова И. В., Калесник М. Н. Всхожесть и характер прорастания семян некоторых монгольских видов рода *Caragana* (*Fabaceae*) // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 6. С. 792—799.

Лавренко Е. М., Никулина Р. И. Географические элементы // Сухие степи Монгольской Народной Республики. Ч. 2. Стационарные исследования (сомон Унджул). Л., 1988. С. 78—80.

Левина Р. Е. Аспекты изучения гетерокарпии // Бот. журн. 1967а. Т. 52. № 1. С. 3—12.

Левина Р. Е. Плоды. Саратов, 1967б. 216 с.

Левина Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений (Обзор проблемы). М., 1981. 96 с.

Попцов А. В. Биология твердосемянности. М., 1976. 158 с.

Пояркова А. И. Род 805. Карагана — *Caragana* Lam. // Флора СССР. М.; Л., 1945. Т. 11. С. 327—368.

Ракова М. В. Динамика твердосемянности дикорастущих бобовых // Биол. науки. 1973а. № 6. С. 73—78.

Ракова М. В. Твердые семена в пределах особи у дикорастущих бобовых // Бот. журн. 1973б. Т. 58. № 3. С. 436—439.

Сухие степи Монгольской Народной Республики. Ч. 2: Стационарные исследования (сомон Унджул). Л., 1988. 239 с.

Юнатов А. А. Кормовые растения пастбищ и сенокосов Монгольской Народной Республики. М.; Л., 1954. 352 с. (Тр. Монгол. комиссии; Вып. 56).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 30 III 1999

SUMMARY

Heterocarpy and heterospermy in *Caragana microphylla* was identified. Quantitative (size of beans) and structural (various forms and colour of seeds) features of heterocarpy were demonstrated. Heterospermy is characterized not only by quantitative (size of seeds) and structural (various forms and colour of seeds) but also physiological (different germinating capacity, beginning and duration of germination) features. In addition, physiological heterogeneity of seeds is characteristic of uneven age individuals of *Caragana*, and of different parts of the same individual. In one bean the seeds of the same colour are usually developed but of different size and form. The seeds in beans of the same individual are the same in colour.

Soft seeds are probably typical of middle-age individuals of middle and undersized shrubs. They are formed in lower part of shrubs, being large in size and often of the same colour (green or brown). Hard seeds are uusually small, they are characteristic of young individuals, occur on large shrubs, in their middle part. More careful observations are necessary for final conclusions.

УДК 581.526.33 + 581.526.35 (470.1/.2) Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 2

© С. Ю. Попов

ПИРОГЕННЫЕ СУКЦЕССИИ СФАГНОВЫХ МХОВ В СРЕДНЕЙ РОССИИ

S. Yu. POPOV. AFTERFIRE SUCCESSIONS OF PEAT MOSSES IN THE CENTRAL RUSSIA

Выявлено наличие 26 видов сфагновых мхов на территории Средней России, из них сколько-нибудь значительную роль в динамике растительности играют только 13. Приведены сукцессионные ряды, в которые выстраиваются виды сфагнов в разных типах местообитаний: олиготрофных и мезотрофных болотах и заболоченных лесах; для каждого учтено влияние пожаров. Впервые выявлен пирогенный динамический ряд сфагновых болот.

Ключевые слова: мезоолиготрофная гидросерия, мезотрофная гидросерия, мезоевтрофная гидросерия, пирогенная сукцессия, *Sphagnum*.

Распределение сфагновых мхов в пространстве и времени и их взаимоотношения определяются эдафическими и микроклиматическими факторами и строго закономерны. Сфагны поселяются обычно в избыточно увлажненных местообитаниях. Экологическое пространство между видами делится сфагнами по градиенту влажности и трофности, реже — затененности. Разные виды рода *Sphagnum* оказывают различное средопреобразующее воздействие. Наиболее сильными эдификаторами следует считать виды верховых (олиготрофных) болот, наиболее слабыми — виды богатых местообитаний (разнотравных заливных лугов и гипновых болот). Экологические особенности широко распространенных видов сфагнов в настоящее время изучены достаточно полно (Савич-Любицкая, 1952; Савич-Любицкая, Смирнова, 1968; Vitt et al., 1975; Смоляницкий, 1977; Rochefort et al., 1990, и др.). Менее полно изучена динамика видов рода во времени. Так, олиготрофный ряд известен уже давно (Богдановская-Гиенэф, 1936, 1969 и др.), в то время как динамика видов, например, мезотрофных местообитаний остается мало известной (Попов, Преображенская, 1996). Кроме того, при маршрутных исследованиях верховых болот нами было обнаружено некоторое различие в флористическом составе горевших и негоревших их участков.

Таким образом, целью данной работы было выявление динамики видов сфагнов во всех местообитаниях, где они способны произрастать (а не только на верховых болотах), в том числе и пройденных пожаром.

Материал и методика

Для выявления смен видов мхов во времени на различных болотах и в заболоченных лесах закладывали стратиграфические микропрофили (средняя длина 1 м, глубина 50 см), представляющие собой вертикальный разрез от кочки до межкочья. С каждого микропрофиля брали на ботанический анализ несколько стратиграфических колонок, отстоящих друг от друга на 20—30 см.

Микропрофили закладывались в следующих местообитаниях.

1. Контрольные (не пройденные пожаром) местообитания:

а) олиготрофные верховые болота. Травянистый ярус всегда состоит из *Eriophorum vaginatum*[1] с примесью болотных кустарничков *Chamaedaphne calyculata*, *Andromeda polifolia*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*;

б) мезотрофные переходные болота. Травяной ярус на таких болотах всегда образуют *Carex rostrata*, *C. lasiocarpa*, *Calamagrostic canescens*;

в) черноольхово-мелколиственные леса по руслам ручьев. Здесь образуются довольно сложные микрокомплексы в основном из *Sphagnum squarrosum*, *S. fallax*, *S. fimbriatum*, *S. girgensohnii*, *S. riparium*, *Calliergon cordifolium*;

г) евтрофные заторфованные луга с богатым разнотравьем из *Filipendula ulmaria*, *Scirpus sylvaticus*, *Cirsium palustre*, *C. heterophyllum*, *Lysimachia vulgaris*, *Equisetum sylvaticum*, *Lycopus europaeus*, *Viola epipsila*, *Veronica longifolia*, *Trollius europaeus*, *Geranium palustre*, *Coronaria flos-cuculi*;

д) заболоченные леса различного состава — от осиновых до еловых, преимущественно смешанные (елово-мелколиственные).

2. Пройденные пожаром местообитания (гарь 1972 года):

а) верховые олигомезотрофные болота. В покрове сочетаются элементы олиготрофных (вересковые кустарнички, *Eriophorum vaginatum*, *Sphagnum magellanicum*, *S. angustifolium*) и мезотрофных (*Carex lasiocarpa*, *Sphagnum fallax*) болот, к которым добавляются пирогенные виды (*Calluna vulgaris*, *Sphagnum capillifolium*, *S. russowii*, *Polytrichum strictum*).

б) березово-ольховые молодняки по выгоревшим поймам рек. Здесь произрастают *Alnus glutinosa*, *Betula pubescens*, *Salix cinerea*, *Calamagrostis canescens*, *Carex rostrata*, *C. vesicaria*, *C. globularis*, *Comarum palustre*, *Equisetum palustre*, *Dryopteris cristata*, *D. carthusiana*, *Aulacomnium palustre*, *Helodium blandowii*, *Polytrichum strictum*, *Sphagnum centrale*, *S. girgensohnii*, *S. squarrosum*, *S. wulfianum*;

в) сосновые молодняки молиниево-сфагновые и молиниево-долгомошные (*Polytrichum commune*).

Исследования проводили в Костромской (на Костромской биостанции Института проблем экологии и эволюции РАН), Московской (в окрестностях станции Донино Казанской ж. д. и в Приокско-Террасном заповеднике) и Владимирской (близ пос. Петушки) областях.

Материал собирали в 1989—1996 гг. Всего сделали более 450 описаний растительности и определили более 2000 образцов сфагновых мхов. Заложили 150 микропрофилей.

Результаты и обсуждение

На исследованных территориях были выявлены 26 видов сфагновых мхов: *Sphagnum centrale* C. Jens., *S. magellanicum* Brid., *S. palustre* L., *S. papillosum* Lindb., *S. wulfianum* Gird., *S. compactum* DC., *S. squarrosum* Crome, *S. teres* (Schimp.) Aongstr., *S. subsecundum* Nees, *S. platyphyllum* (Braithw.) Warnst., *S. riparium* Aongstr., *S. majus* (Russ.) C. Jens., *S. fallax* (Klinggr.) Klinggr., *S. angustifolium* (Russ.) C. Jens.,

[1] Латинские названия сосудистых растений приведены по: Черепанов, 1995; мхов — по: Игнатов, Афонина, 1992.

S. cuspidatum Ehrh. ex Hoffm., *S. jensenii* H. Lindb., *S. balticum* (Russ.) C. Jens., *S. flexuosum* Dozy et Molk., *S. obtusum* Warnst., *S. fimbriatum* Wils., *S. girgensohnii* Russ., *S. russowii* Warnst., *S. fuscum* (Schimp.) Klinggr., *S. warnstorfii* Russ., *S. capillifolium* (Ehrh.) Hedw., *S. rubellum* Wils.

Сфагны участвуют в формировании растительности олиготрофной, мезоолиготрофной, мезотрофной и мезоевтрофной гидросерий.

Олиготрофную гидросерию образуют такие виды, как *Sphagnum majus*, *S. angustifolium*, *S. magellanicum*, *S. fuscum* совместно с вересковыми кустарничками (рис. 1, *а*). Это растительность верховых болот со значительной мощностью слаборазложившегося торфа. Наиболее возвышенные и сухие кочки на этих болотах заняты *S. fuscum*; средние части кочек или более низкие кочки — *S. magellanicum* или *S. angustifolium*; ковер образует *S. angustifolium*, межкочья — *S. majus*. На рис. 2 видно, что указанное распределение видов по микрорельефу соответствует их распределению во времени.

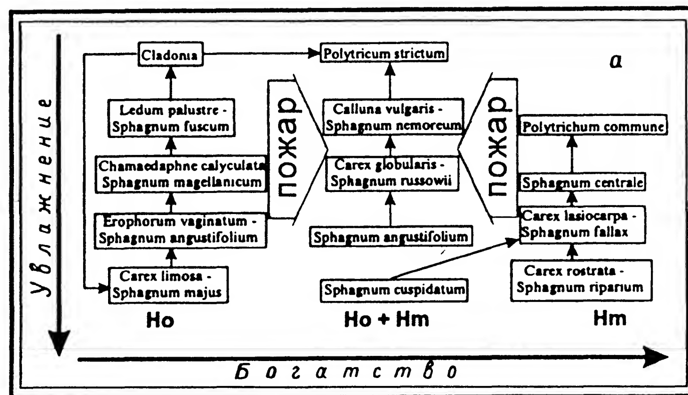
Как уже сказано, наиболее сухие кочки заняты *S. fuscum*. При дальнейшем наращивании очеса вверх на нем поселяются *Cladonia sylvatica* и *C. rangiferina* или *Pleurozium schreberi*. Поселение их происходит при достаточной аэрации, а следовательно, в условиях относительно быстрого разложения мертвых остатков мхов. А так как дальнейшие смены здесь не идут, такие кочки быстро разрушаются, в результате чего их поверхность опускается до уровня ковра или межкочий и переувлажняется. На рис. 1, *а* это показано стрелкой *Cladonia* → *Sphagnum majus*. Исключение составляют те редкие случаи, когда на таких кочках поселяется сосна, подрастающая здесь не выше бонитета Va. Таким образом, олиготрофный ряд представляет собой циклическую сукцессию, способную существовать веками (Кац, 1934).

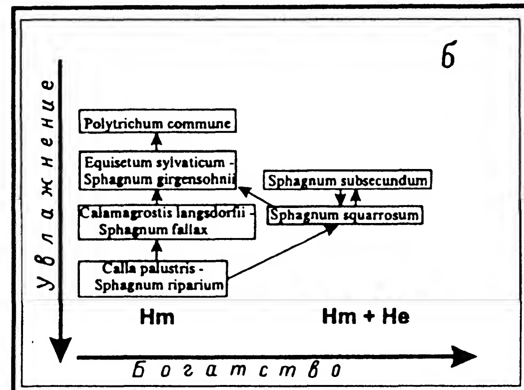
После пожара на верховых болотах происходит некоторое обогащение поверхности азотом (Мелехов, 1937; Davis et al., 1959; Сапожников, 1976; Dyrness, Norum, 1983, и др.), а к олиготрофным мхам примешиваются *Sphagnum russowii*, *S. capillifolium*, *Polytrichum strictum*, организованные в пирогенный динамический ряд, условно называемый нами мезоолиготрофной гидросерией (рис. 1, *а*). С течением времени, после пожара, на верховом болоте количество азота в верхних слоях торфа опять уменьшается и восстанавливается растительность олиготрофной гидросерии.

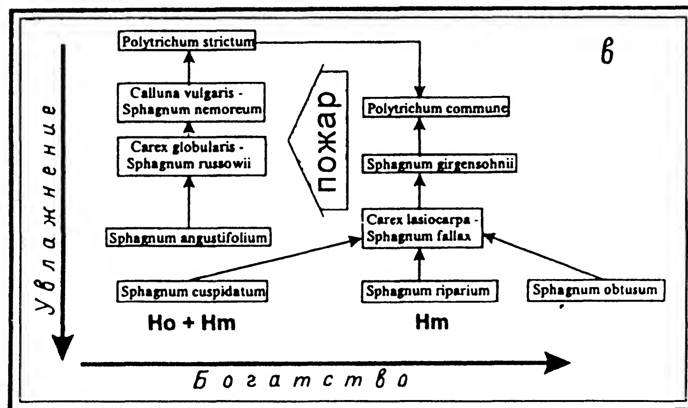
Мезотрофная гидросерия формируется такими видами, как *Sphagum riparium*, *S. fallax*, *S. girgensohnii*, *S. centrale*. Видовой состав этого динамического ряда может несколько меняться в зависимости от местообитания. Так, на осоково-сфагновых сплавинах по ковру из *S. fallax* поселяется *S. centrale*, образуя кочки (рис. 1, *а*). В смешанных лесах на богатых суглинистых почвах происходит поселение не *S. centrale*, а *S. girgensohnii*, часто вместе с *Equisetum sylvaticum* (рис. 1, *б*). В лесах на кислых подзолистых почвах *Sphagnum girgensohnii* поселяется без *Equisetum sylvaticum* (рис. 1, *в*). В переувлажненных лесах на богатых почвах, где в древостое появляется *Alnus glutinosa*, помимо мезотрофных *Sphagnum riparium*, *S. fallax* и *S. girgensohnii* поселяются также *S. squarrosum*, реже — *S. subsecundum* (рис. 3, 4). Динамические отношения этих видов показаны на рис. 1, *б*.

Интересен тот факт, что после пожара в местообитаниях, занятых комплексом видов мезотрофной гидросерии, происходит не обогащение субстрата (как на верховых болотах), а, наоборот, его обеднение (Dyrness, Norum, 1983; Рихтер, 1989). В напочвенном покрове поселяются все те же мезоолиготрофные виды (рис. 1, *а*, *в*; рис. 3, *в*).

На вырубках со вторично оголенной почвой (как правило, бульдозером) поселяется *S. fallax*, по ковру из которого (или прямо на минеральном субстрате в более возвышенных местах) сразу же поселяется *Polytrichum commune*. Через 2—3 года по ковру из последнего происходит поселение *Picea abies*, а на гарях — *Pinus sylvestris* (рис. 1, *г*). Дальнейший рост всходов сосны или ели приводит к формированию хвойного леса. В общем все происходит по классической схеме временного заболачивания вырубок (Кощеев, 1955).







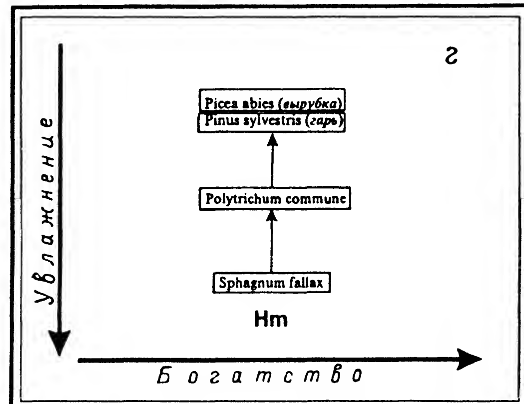


Рис. 1. Схемы динамики сфагновых мхов.

а — на открытых болотах и с разреженным сосновым древостоем, открытых заболоченных вырубках со слоем торфа не менее 0.5 м; *б* — на богатых суглинках в лесу; *в* — на кислых песках (подзолы) в лесу и открытых водоемах; *г* — на обнаженном минеральном субстрате (песок или двучлен). Ряды: Ho — олиготрофный, Ho + Hm — мезоолиготрофный, Hm — мезотрофный, Hm + He — мезоевтрофный.

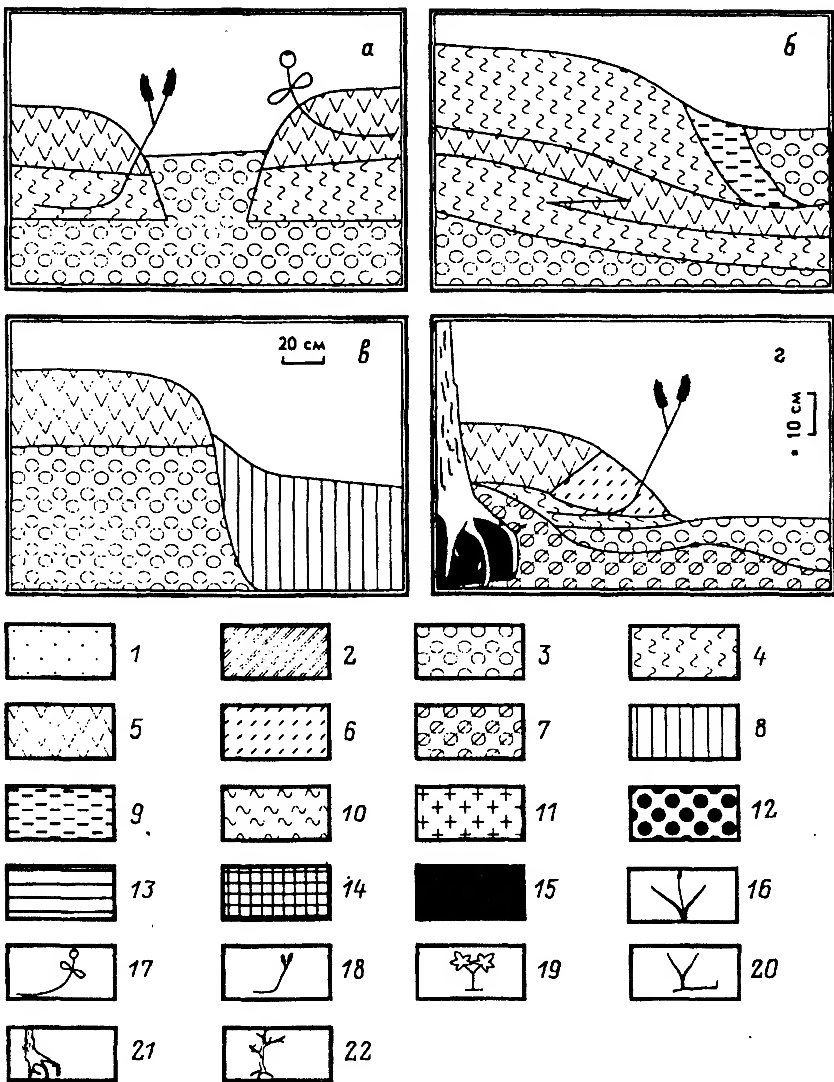


Рис. 2. Строение верхних горизонтов торфа и очеса верховых болот.

а, б — стратиграфические микропрофили на верховом слабовыпуклом болоте (Костромская обл.); *в* — стратиграфия очеса кочек и мочажин в сосняке пушицево-сфагновом, подтопляемом и имеющим комплексный характер (межкочья мезотрофные, кочки олиготрофные) (Владимирская обл.); *г* — стратиграфический микропрофиль на олиготрофном болоте, сосняк сфагновый (Московская обл.). *1* — песок, *2* — гумусовый горизонт погребенной под торфом почвы, *3* — *Sphagnum angustifolium*, *4* — *S. magellanicum*, *5* — *Polytrichum strictum*, *6* — *Sphagnum fuscum*, *7* — ангустифолиум-торф, *8* — *Sphagnum fallax*, *9* — *S. russowii*, *10* — *S. riparium*, *11* — *S. girgensohnii*, *12* — *Warnstorfia fluitans*, *13* — *Sphagnum squarrosum*, *14* — *Polytrichum commune*, *15* — пустоты в корнях, *16* — *Carex rostrata*, *17* — *Vaccinium vitis-idaea*, *18* — *Chamaedaphne calyculata*, *19* — *Comarum palustre*, *20* — *Carex lasiocarpa*, *21* — *Pinus sylvestris*, *22* — *Betula pubescens*.

Заболачивание водоемов и образование сплавины из сфагнов всегда приурочено к мезотрофным местообитаниям. Водоемы заселяются *Sphagnum obtusum*, *S. cuspidatum* или *S. riparium* с *Carex rostrata*, *C. acuta*, которые образуют сплавину. На последней поселяется *Sphagnum fallax* с *Carex rostrata*, *C. lasiocarpa*, *Calamagrostis canescens*. Впоследствии на сплавине образуется низкобонитетный сосняк, и она превращается в верховое олиготрофное болото.

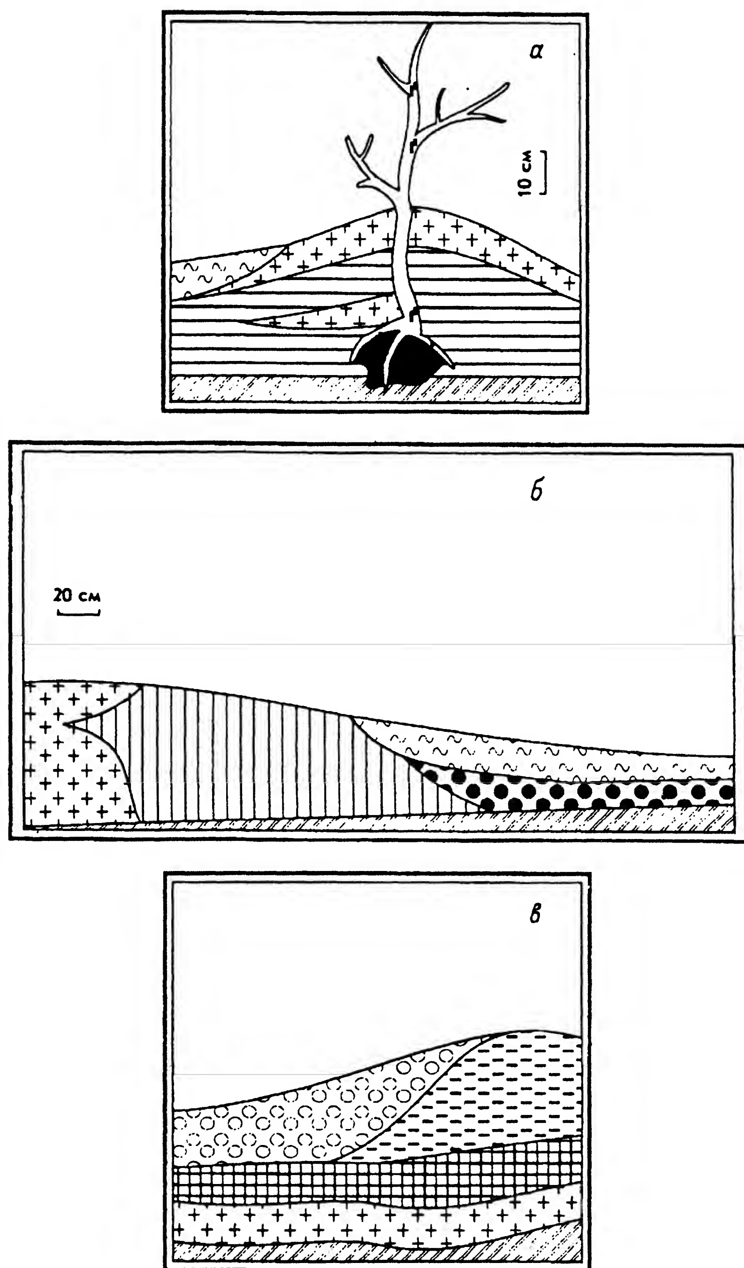


Рис. 3. Различные варианты микростратиграфии очеса и верхних горизонтов торфа в сильно заболоченных лесах.

а — участок заболачивающегося черноольхово-березово-елового леса в русле лесного ручья (Костромская обл.); *б* — осиново-березовый заболоченный лес в истоках лесной речки (Костромская обл.); *в* — подтапливающаяся старая пушицево-долгомошно-сфагновая вырубка со следами пожара (Московская обл.). Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

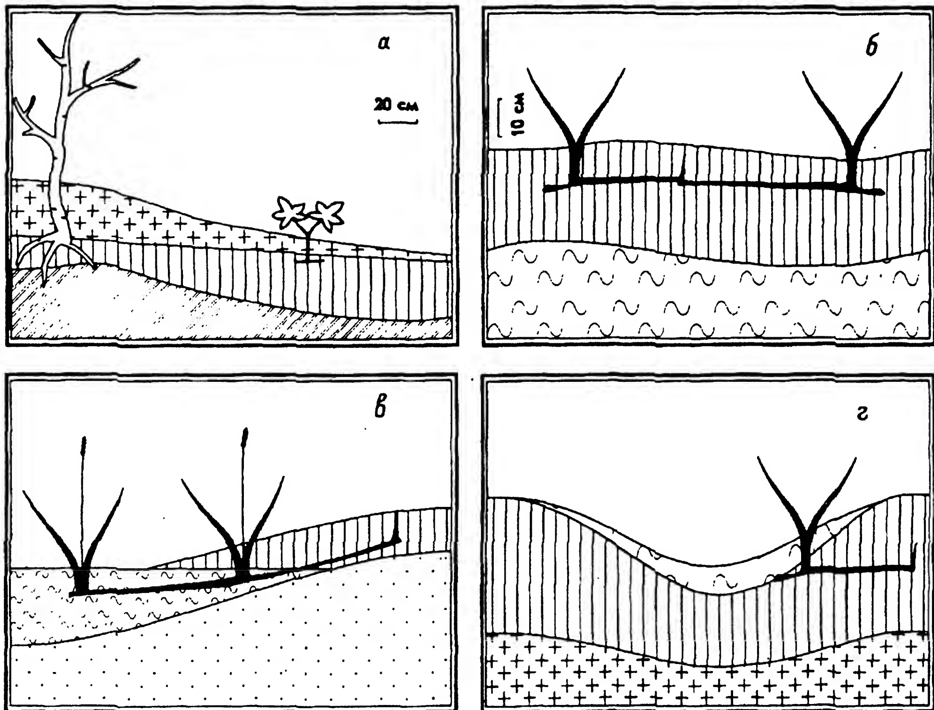


Рис. 4. Варианты микростратиграфии очеса и верхних горизонтов торфа на переходных болотах (Костромская обл.).

а — заболоченный елово-березовый лес; *б* — осоково-сфагновое переходное болото; *в* — берег лужи, зарастающей молодой сплавиной из *Sphagnum riparium*; *г* — сильно заболоченный, вываливающийся ельник сфагновый. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

Выводы

Из найденных 26 видов сфагнов сколько-нибудь значительную роль в динамике растительности играют только 13.

Так, на верховых болотах наблюдается наличие комплекса олиготрофных эдификаторных видов: *Sphagnum majus*, *S. angustifolium*, *S. magellanicum*, *S. fuscum*. Для переходных болот характерны *S. riparium*, *S. fallax*, *S. centrale*. После пожара в этих местообитаниях появляются *S. russowii* и *S. capillifolium*. А в заболоченных лесах кроме перечисленных видов встречается еще *S. girgensohnii*.

С динамической точки зрения сфагны образуют 3 главных сукцессионных ряда: олиготрофный, мезотрофный и мезоолиготрофный, которые наблюдаются как на болотах, так и в заболоченных лесах, а также на вырубках и гарях.

Наличие олиготрофных сфагнов всегда свидетельствует об активно идущем эндогенном процессе заболачивания. После пожара в таких местообитаниях олиготрофный ряд временно сменяется на мезоолиготрофный, а после ликвидации последствий пожара восстанавливается.

Мезотрофные сфагны в лесах и на вырубках всегда появляются в условиях временного переувлажнения почвы, которое может перерасти в прогрессирующее заболачивание. Наличие видов ранних стадий мезотрофной гидросерии свидетельствует о том, что в местообитании имеет место активный подъем уровня грунтовых вод, вызванный теми или иными экзогенными причинами.

После пожара в мезотрофных местообитаниях также появляются виды мезоолиготрофной гидросерии. Однако после нивелирования последствий пожара мезотрофный ряд может уже не восстановиться, так как местообитание необратимо изменяется в сторону обеднения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Богдановская-Гиенэф И. Д. Образование и развитие гряд и мочажин на болотах // Сов. ботаника. 1936. № 6. С. 35—52.

Богдановская-Гиенэф И. Д. Закономерности формирования сфагновых болот верхового типа на примере Полистово-Ловатского массива. Л., 1969. 186 с.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1. № 1—2. С. 1—85.

Кац Н. Я. К изучению строения и методике учета торфоподстилочного слоя // Торфяное дело. 1934. № 1. С. 35—40.

Кощеев А. Л. Заболачивание вырубок и меры борьбы с ним. М., 1955. 320 с.

Мелехов И. С. О лесовозобновлении на гарях // Сб. н.-и. работ Архангельского лесотехн. ин-та. 1937. Т. 46. Ч. 2. С. 89—119.

Попов С. Ю., Преображенская Е. С. Динамика растительности гидросерий Приунженской низменности // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 1996. Т. 16. С. 140—152.

Рихтер И. Э. Влияние низовых пожаров на структуру и химический состав массы лесной подстилки сосняков мшистых // Лесоведение и лесн. хоз-во, Минск, 1989. № 24. С. 20—23.

Савич-Любицкая Л. И. Флора споровых растений СССР. Т. 1. Листостебельные мхи (1). Сфагновые (торфяные) мхи, М.; Л., 1952. 254 с.

Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель сфагновых мхов СССР. Л., 1968. 112 с.

Сапожников А. П. Роль огня в формировании лесных почв // Экология. 1976. № 1. С. 42—46.

Смоляницкий Л. Я. Некоторые закономерности формирования дернины сфагновых мхов // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 9. С. 1261—1272.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 902 с.

Davis K. P., Byram G. M., Krumm W. R. Forest fire, control and use. Toronto; London, 1959. 584 p.

Dyrness C. T., Norum R. A. The effects of experimental fires on black spruce forest floors in interior Alaska // Can. J. Forest Res. 1983. Vol. 13. N 5. P. 879—893.

Rochefort L., Vitt D. H., Bayley S. E. Growth, production, and decomposition dynamics of *Sphagnum* under natural and experimentally acidified conditions // Ecology. 1990. Vol. 71. N 5. P. 1986—2000.

Vitt D. H., Crum H., Snider J. A. The vertical zonation of *Sphagnum* species in hummock-hollow complexes in Northern Michigan // Mich. Bot. 1975. Vol. 14. P. 190—200.

Институт проблем экологии и эволюции РАН
Москва

Получено 18 III 1998

SUMMARY

Ecological characteristics of the wide-spread *Sphagnum* mosses are known quite well (Savitz-Ljubitzkaya, 1952, 1968; Smolyanitzky, 1977; Vitt et al., 1975; Rochefort et al., 1990, etc). Less is known about time-dependent dynamics of the species. In the present work succession series are given in which *Sphagnum* species of oligotrophic and mesotrophic bogs and swamps are lined. The impact of fires is taken into account for each species. Pyrogenic (after-fire) species of peat mosses in bogs are demonstrated for the first time.

УДК 581.526.53 (571.15) Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 2

© А. Ю. Королюк, С. А. Пристяжнюк, С. Г. Платонова

СООБЩЕСТВА ПУСТЫННОГО ТИПА НА ЮГО-ВОСТОКЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

A. Yu. KOROLYUK, S. A. PRISTYAZHNYUK, S. G. PLATONOVA. DESERT COMMUNITIES IN THE SOUTH-EAST OF WESTERN SIBERIA

На юго-западе Алтайского края в районе озера Большой Тассор описаны реликтовые растительные сообщества пустынного типа с доминированием *Anabasis salsa*, *Atriplex cana*, *Suaeda physophora*. Рассмотрена геологическая история региона, с которой увязано возникновение пустынных и степных ценозов. Охарактеризовано их типологическое разнообразие. Описаны ковыльные и типчаково-лессинговоковыльные настоящие сухие степи, полынно-ломкоколосниковые сообщества на солонцах, а также кокпековые, ежовниковые и вздутосведовые пустынные сообщества. Выявлено разнообразие лишайников, являющихся постоянным компонентом степных и пустынных сообществ (46 видов). Приведены данные по их ценотической приуроченности. Выделено 9 социететов напочвенных лишайниковых синузий, охарактеризован вклад последних в сложение растительных сообществ территории.

Ключевые слова: пустынные растительные сообщества, лишайниковые синузии.

В юго-западной части Алтайского края (Угловский р-н, оз. Большой Тассор) в сентябре 1995 г. были обнаружены и описаны уникальные для Сибири сообщества с доминированием ирано-туранских пустынных растений (*Anabasis salsa*,[1] *Atriplex cana*) и туранской сведы (*Suaeda physophora*). В последующем мы посетили данный участок в июне 1996 г. и мае 1997 г. По материалам экспедиции был опубликован конспект флоры окрестностей озера (Хрусталева, 1997). Данная работа посвящается результатам анализа ценотического разнообразия растительности.

Исследованный участок располагается в пределах полосы сухих дерновиннозлаковых степей (Растительность..., 1978). По нему проходят северо-восточные границы ареалов ряда пустынных видов — эдификаторов северных пустынь (Лавренко, 1962; Мусаев, 1965). Пустынный флористический комплекс нехарактерен для степной зоны Западной Сибири, находки видов, его слагающих, единичны и территориально разобщены (Крылов, 1930). Кроме перечисленных выше доминантов сообществ здесь встречаются еще некоторые редкие для Сибири растения: *Allium tulipifolium*, *A. subtilissimum*, *Prangos odontalgica*, *Eremurus altaicus*, *Saussurea robusta*, *Climacoptera crassa* и другие, имеющие в этом регионе северную или северо-восточную границу своего распространения.

Все виды, доминирующие в исследованных ценозах, внесены в «Красную Книгу Алтайского края» (1998), а сообщества с их участием в Сибири отмечены только в данной точке (Зеленая книга Сибири, 1996). Южнее в пустынной зоне они являются доминантами ряда формаций северотуранских пустынь и сообществ солончаков (Никольская, 1984; Рачковская, Сафронова, 1992; Карта..., 1995).

Господство кустарничков и полукустарничков, преимущественно галофитов, флористический состав и фитоценотическая структура описываемых ценозов позволяют отнести их к галофитно-многолетнесолянковой группе формаций (Рачковская, 1995). Удаленность от границы пустынной области, несоответствие современным макроклиматическим условиям, значительные отличия от зональных степей, приуроченность к выходам соленосных и гипсоносных глин говорят о реликтовом характере данных сообществ. Доводы в пользу этого заключения дает нам рассмотрение истории развития участка «Тассор».

Участок оз. Большой Тассор расположен в пределах Рубцовской структурной террасы (Адаменко, 1976) и представляет кайнозойскую антиклинальную складку с северо-северо-западной ориентировкой осевой структуры. Ядро антиклинальной складки (700 × 300 м) сложено переслаивающими голубыми и желто-бурыми разностями глинистых сланцев позднедевонского—раннекаменоугольного возраста, подвер-

[1] Названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995).

гшимися мощной химической переработке и представляющими собой фактически кору выветривания мел-палеоценового возраста. В северо-восточной части участка на них залегают красные жирные глины с гипсовыми конкрециями, относимые А. М. Малолетко (1972) к аральской свите нижнего миоцена. Породы палеозойского комплекса смяты в синклинальную складку. Строение района осложнено серией линейно ориентированных в северо-северо-западном простирании зон окварцевания, выраженных в виде гряд высотой в 1.0—1.5 м. Основные этапы развития района исследований следующие.

1. Формирование мел-палеоценовой коры выветривания.

2. Погружение Рубцовской структурной террасы в позднем олигоцене, продолжающееся до среднечетвертичного времени (около 25 млн лет). В это же время вдоль зон активизированных палеозойских разломов происходили плавные поднятия отдельных блоков и формировались структуры более мелкого порядка, каковой и является участок оз. Большой Тассор.

3. В миоцене—среднем плиоцене описываемый участок испытывает погружение, сопровождающееся развитием небольших озер (в общих условиях суши) и отложением красноцветных глин с гипсовыми конкрециями. С этим периодом можно связать формирование пустынных ценозов. Озера впоследствии пересыхали и зарастали пустынными растениями. Важно отметить, что третичная кора впоследствии не перекрывалась отложениями и анализируемые сообщества могли непрерывно сохраняться в районе исследования, дойдя до наших времен в виде реликтовых ценозов. В среднем—позднем плиоцене аридный климат сменяется семиаридным.

4. Этап прерывистых неотектонических поднятий в среднем плейстоцене—голоцене. Развитие современных зональных сообществ.

Сообщества с доминированием пустынных кустарничков (*Anabasis salsa*, *Atriplex cana*, *Suaeda physophora*) были обнаружены на небольшой территории южнее озера. Описанный участок в своей нижней части граничит с однолетнесолянковыми (*Salicornia perennans*, *Suaeda prostrata*, *Ofaiston monandrum*) и многолетнесолянковыми (*Halimione verrucifera*, *Halocnemum strobilaceum*, *Kalidium foliatum*) сообществами на солончаках, в верхней части — с полынно-дерновиннозлаковыми (*Festuca valesiaca*, *Stipa lessingiana*, *S. capillata*, *Artemisia austriaca*, *A. gracilescens*) степями на коренном берегу. Его ширина составляет 200—300 м при длине не более 1 км. Преобладающими по площади и фоновыми являются сообщества на солончаках. Описываемые пустынные ценозы приурочены к каменистым грядам, сложенным продуктами разрушения зон окварцевания; выходам красных глин; контактным зонам с коренным берегом. Многие из перечисленных местообитаний подвергаются эрозии. В частности, красные глины с сообществами *Suaeda physophora* размываются дождевыми водами, происходит размыв коренного берега озера, сопровождающийся «наползанием» кокпековых и ежовниковых сообществ на окружающую степь. Такое развитие ландшафта приводит к изменению положения и размеров сообществ, но не приводит к их исчезновению. Наиболее устойчивым элементом ландшафта являются кварцевые гряды.

При бедности флоры, невысокой видовой насыщенности конкретных ценозов и малой площади, ими занимаемой, типологическое разнообразие пустынных сообществ достаточно велико. С позиций традиционной классификации ценотическое разнообразие изученной территории представлено двумя типами растительности: степным и пустынным. На различных участках выделяется ряд моно- и полидоминантных сообществ, ранг которых в данной статье не обсуждается.

Зональное положение занимают степные сообщества, они представлены настоящими ковыльными степями. Значительная часть степей вблизи озера обогащена пустынными видами, что связано с непосредственным контактом в районе исследования степного и пустынного типов растительности и общей тенденцией развития ландшафта, заключающейся в медленном размывании коренного берега и смене степных ценозов пустынными на участках со смытыми почвами. Поэтому в качестве эталонных были взяты описания ковыльных степей, выполненные в 5—7 км западнее

оз. Большой Тассор на уцелевших от распашки степных участках по границе России и Казахстана (табл. 1, оп. 1—3). Видовая насыщенность в среднем составляет 27 видов на 1 ар, общее проективное покрытие (ОПП) — 70 %. Травяной ярус представлен двумя подъярусами: первый (40—60 см) образован крупнодерновинными злаками и редкими представителями разнотравья, второй (15—20 см) характеризуется преобладанием мелкодерновинных злаков. Отличительная черта сообществ — подавляющее господство крупнодерновинных злаков (*Stipa capillata*, *S. zalesskii*, *S. lessingiana* и на некоторых участках *Helictotrichon desertorum*). Покрытие ковылей достигает 30—50 %. Из постоянных содоминантов следует выделить *Peucedanum morisonii*, *Festuca valesiaca* и *Artemisia austriaca.* Группа константных видов обычна для степной зоны юго-востока Западной Сибири. Отсутствуют пустынные элементы (в отличие от степей окрестностей озера).

ТАБЛИЦА 1

Сводная таблица описаний степных и пустынных сообществ

Номер описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
ОПП травостоя, %	70	75	60	55	60	40	50	30	50	40	45	25	35	25	65	40	15	55	40	20
ОПП лишайников, %	—	—	—	65	20	15	65	60	50	80	20	<5	5	<5	<5	80	20	20	20	15
Число видов	21	28	26	19	12	13	16	21	20	18	20	11	9	9	12	23	11	10	12	11
Сосудистые растения																				
Stipa zalesskii	2	3	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Carex supina	+	2	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Peucedanum morisonii	+	3	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Spiraea hypericifolia	+	1	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Veronica incana	1	+	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Stipa capillata	3	3	3	.	2	+	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Koeleria cristata	+	1	2	1	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Artemisia austriaca	2	2	3	3	3	1	1	1	3	2	2	.	.	.	.	1	.	.	+	.
Fectuca valesiaca	4	3	3	3	4	1	1	.	+	1	3	.	.	.	.	3	.	.	.	.
Stipa lessingiana	3	+	1	4	.	.	1	2	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Artemisia gracilescens	.	.	.	1	3	4	3	3	1	1	+	.	.	.	.	+	.	3	.	.
Psathyrostachys hyalantha	.	.	.	.	.	1	3	+	3	3	2	.	+	.	.	3	.	3	3	.
Atriplex cana	.	.	.	+	.	.	3	2	3	2	2	3	3	3	4	+	+	.	.	2
Camphorosma lessingii	.	.	.	.	.	.	2	1	1	2	.	1	+	1	3	+	+	.	.	+
Anabasis salsa	.	.	.	.	.	.	1	.	.	+	.	+	.	.	+	3	3	3	+	3
Suaeda physophora	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	3	2
Potentilla humifusa	+	1	+	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Jurinea multiflora	+	1	1	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Tanacetum achilleifolium	.	+	+	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.
Leymus ramosus	.	+	+	1	.	2	1	.	1	+	1	.	.	+	.	+	.	.	.	.
Scorzonera austrica	.	.	+	+	.	.	.	+	+	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.
Iris glaucescens	.	.	+	+	+	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	1	.	+	.	.
Kochia prostrata	.	.	.	+	1	1	+	+	1	+	+	.	.	.	.	1	.	.	.	.
Goniolimon speciosum	.	.	.	+	+	.	+	+	+	+	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.
Artemisia nitrosa	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	1	+	+	+	2	.	+	.	+	+
Orostachys thyrsiflora	.	.	.	.	.	.	+	+	.	1	.	+	+	.	1	1	+	+	.	+
Artemisia frigida	.	.	.	.	.	.	+	1	.	1	3	.	.	.	+	.	.	.	.	.
Puccinellia tenuissima	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+	1	1	2	.	.	.	.	+

Номер описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
ОПП травостоя, %	70	75	60	55	60	40	50	30	50	40	45	25	35	25	65	40	15	55	40	20
ОПП лишайников, %	—	—	—	65	20	15	65	60	50	80	20	<5	5	<5	<5	80	20	20	20	15
Число видов	21	28	26	19	12	13	16	21	20	18	20	11	9	9	12	23	11	10	12	11
Лишайники																				
Aspicilia fruticulosa	.	.	.	.	.	.	1	1	3	2	+	.	.	.	.	1	.	.	.	.
Candelariella aurella	.	.	.	+	.	.	+	+	+	+	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.
Collema limosum	.	.	.	1	.	.	1	1	+	+	1	.	.	.	.	1	.	.	.	.
Diploschistes steppicus	.	.	.	3	.	.	1	+	3	.	1	.	.	.	.	1	.	.	.	.
Parmelia ryssolea	.	.	.	1	.	.	2	.	1	1	3	.	.	.	.	3	.	.	.	.
Phaeorrhiza sareptana	.	.	.	1	.	.	+	.	1	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Xanthoparmelia camchadalis	.	.	.	4	3	3	4	3	+	5	1	1	.	.	1	5	3	3	.	3

Примечание. Кроме того, в одном—четырех описаниях встречены (в скобках даны номер описания и через дефис — балл проективного покрытия): *Adonis villosa* (3), *Allium clathratum* (2, 3), *A. delicatulum* (16, 18), *A. pallasii* (19), *A. subtilissimum* (8-1, 10-1, 16), *Ancathia igniaria* (8, 10, 16), *Artemisia dracunculus* (1-1, 2, 3), *A. pauciflora* (19-1), *A. schrenkiana* (1, 3), *A. scoparia* (5, 7, 9, 11), *A. sieversiana* (15, 17—19), *Astragalus stenoceras* (8), *A. testiculatus* (3, 4), *Atraphaxis frutescens* (4-1, 11, 16-1), *Bassia hyssopifolia* (19), *Bromopsis inermis* (2), *Calamagrostis epigeios* (2), *Descurainia sophia* (19), *Dianthus ramosissimus* (3, 16), *Ephedra distachya* (6, 8, 11-1), *Erysimum canescens* (1, 2), *E. leucanthemum* (6, 9), *Ferula caspica* (4, 7, 16, 18), *Galatella biflora* (2, 9, 11-1, 16), *G. tatarica* (4, 8-1, 9, 10), *Galium ruthenicum* (1-1, 2-1, 3-1), *Halimione verrucifera* (9), *Halocnemum strobilaceum* (12, 13-1, 17-1, 20), *Kochia densiflora* (17), *Lepidium perfoliatum* (11, 19), *L. ruderale* (20), *Eremurus altaicus* (2, 3), *Limonium gmelinii* (9, 11, 12, 14), *L. suffruticosum* (10, 13-3, 14-1, 15), *Medicago falcata* (1, 2), *Nitraria sibirica* (19), *Petrosimonia litwinowii* (12, 14, 15, 20), *P. triandra* (17), *Phlomoides agraria* (2, 4, 6), *Poa transbaicalica* (1, 2), *Potentilla bifurca* (1, 2-1), *Psathyrostachys juncea* (5, 15), *Scorzonera pubescens* (11, 13), *Serratula marginata* (4, 9), *Seseli ledebourii* (3, 8, 16), *Spiraea crenata* (2), *Taraxacum erythrospermum* (1, 3, 11), *Tulipa patens* (16), *Verbascum phoeniceum* (1, 2), *Zygophyllum pinnatum* (8, 12-3, 17), *Acarospora schleicheri* (7, 9-1), *Aspicilia desertorum* (8-2), *A. hispida* (7, 9), *A. vagans* (8-4, 9-1), *Caloplaca cerina* (10, 16), *C. holocarpa* (7, 8, 10, 16), *Cladonia pyxidata* (9, 10, 16), *Lecanora hagenii* (9, 10, 16), *Phaeophyscia constipata* (10-1), *Physconia muscigena* (16), *Psora decipiens* (8-1, 16-2), *Rinodina mucronatula* (8), *Toninia coeruleonigricans* (4-1).

Описания выполнены на территории Угловского р-на Алтайского края. Автор — А. Ю. Королюк. Лишайниковые синузии описаны С. А. Пристяжнюком. Площадь описаний 100 м^2. Использована следующая шкала проективного покрытия: «+» — менее 1 %, 1 — 1—4, 2 — 5—9, 3 — 10—24, 4 — 25—49, 5 — 50—74, 6 — 75—100 %.

Описания: 1—3, 5 — в 7 км западнее с. Коростели, 16 VI 1996; 4, 6—11, 13, 14, 16 — южнее оз. Большой Тассор, 11 V 1997; 12, 15, 17, 20 — там же, 18 IX 1995; 18, 19 — там же, 16 VI 1996.

В степной фон вкраплены полынно-дерновиннозлаковые (*Festuca valesiaca*, *Artemisia gracilescens*) сообщества на солонцах (табл. 1, оп. 5). Проективное покрытие в них снижается до 40—60 %, видовая насыщенность падает почти в 2 раза. Травостой становится практически одноярусным, основная его масса располагается в слое до 10—12 см. Развивается ярус лишайников, отсутствующий в ковыльных степях. Из всех изученных сообществ полынно-дерновиннозлаковые характеризуются наименьшим разнообразием лишайников, представленных лишь *Xanthoparmelia camchadalis* (Ach.) Hale, покрывающим около 10—15 (20) % площади. Лишайник размещен по сообществу преимущественно пятнами диаметром в несколько дециметров с внутрисинузиальным покрытием около 70 %.

Сообщества в районе озера Большой Тассор развиваются преимущественно на засоленных почвах по коренному берегу и плоским защебненным вершинам грив. Они представлены типчаково-лессингоковыльными (*Stipa lessingiana*, *Festuca valesiaca*, *Artemisia austriaca*) степями и полынно-ломкоколосниковыми (*Psathyrostachys hyalantha*, *Artemisia gracilescens*) сообществами на солонцах.

Первые рассматриваются нами как сухие степи (табл. 1, оп. 4). Они распространены на коренном берегу озера. По сравнению с зональными ценозами они более

ТАБЛИЦА 2

Активность лишайниковых синузий в основных группах растительных сообществ

Синузии	Сообщества		
	степные	полынно-ломкоколосниковые	пустынные
Xanthoparmelia camchadalis	24	42	41
Xanthoparmelia camchadalis – Parmelia ryssolea	45	47	
Parmelia ryssolea		19	
Aspicilia vagans – Aspicilia desertorum			63
Psora decipiens – Collema limosum		19	41
Collema limosum	7	12	
Diploschistes steppicus	42	22	28
Diploschistes steppicus – Aspicilia fruticulosa		26	
Phaeophyscia constipata		6	

Примечание. Активность рассчитывалась как квадратный корень от произведения встречаемости на проективное покрытие.

бедны (22 вида на 1 ар), менее сомкнуты (ОПП травостоя — 40—50 (60) %) и более низкотравны (высота основного яруса составляет 10—15 см). Их флористическое своеобразие в ряду степных сообществ определяется участием *Atriplex cana*. Вертикальная структура травостоя такая же, как и в ковыльных степях. Первый подъярус, высотой до 25—30 см, образован генеративными побегами ковыля, к концу лета — цветущими полынями. Часто, особенно в условиях интенсивного выпаса, он не выражен. Основная масса травостоя сосредоточена во втором подъярусе (10 см), здесь преобладают дерновины типчака и вегетативные побеги полыней. Хорошо выраженный ярус (1—2 см) образуют напочвенные лишайники, покрывающие до 60 % пробной площади. Лишайниковый покров представлен 2 микроярусами. Верхний образован синузией Xanthoparmelia camchadalis – Parmelia ryssolea, нижний — синузиями Diploschistes steppicus и Collema limosum (табл. 2). В целом в описанных степях зарегистрировано 7 видов напочвенных лишайников.

В сложении полынно-ломкоколосниковых сообществ на солонцах (табл. 1, оп. 6—11) в равных долях участвуют дерновинные злаки и ксерофитные полукустарнички. Эти сообщества являются переходными от степного к пустынному типу растительности. Активность ломкоколосника повышается ниже перегиба склона от коренного берега, там, где идет процесс активного размывания. Данные сообщества распространены также по плоским вершинам гряд. Поверхность защебнена обломками кварца, полупогруженными в глинистую основу. Первый ярус, 7—10 см выс., образован злаками и полукустарничками. Компактные кусты *Anabasis salsa* и *Camphorosma lessingii* (до 5—8 (10) см выс. и до 30 см в диам.) в сочетании с дерновинами злаков и открытой поверхностью почвы создают горизонтальную структуру сообщества. Второй ярус (2—4 см) образуют напочвенные лишайники, на отдельных участках полностью покрывающие поверхность почвы. По высоте в этот ярус входит и *Orostachys thyrsiflora* (в отдельных описаниях его проективное покрытие достигает 5 %). Здесь зарегистрировано 17 видов напочвенных лишайников. Среднее их число составляет 10 видов на 1 ар, среднее суммарное проективное покрытие — 55 %. В опустыненных степях встречены все напочвенные лишайниковые синузии района исследований, за исключением синузии Aspicilia vagans – A. desertorum (табл. 2). В среднем на пробную площадь в 1 ар приходится 3 разные синузии. Лишайниковый покров, как и в типчаково-лессинговоковыльных степях, состоит из 2 микроярусов. Верхний покрывает в среднем 40 % площади, он представлен видами *Xanthoparmelia camchadalis* и *Parmelia ryssolea* (Ach.) Nyl., образующими здесь как монодоминантные, так и совместную синузии. Нижний микроярус (ОПП около 15 %) чаще всего представлен синузией Diploschistes steppicus. В ломкоколосниково-кокпековых ва-

риантах доминирующая роль переходит к синузии Diploschistes steppicus – Aspicilia fruticulosa.

Пустынные ценозы типологически более разнообразны, чем степи, флористически бедны, причем видимых причин отсутствия или появления видов на отдельных участках не наблюдается. Можно предположить, что флористическая композиция в некоторой степени случайна и связана как с процессом развития (размывания) данного участка, так и с малыми (для устойчивого существования популяций видов) площадями фрагментов пустынных сообществ. Выделяются сообщества с доминированием *Anabasis salsa*, *Atriplex cana*, *Suaeda physophora*, а также сообщества переходного типа, часто полидоминантные по своему составу.

Кокпековые (*Atriplex cana*) сообщества (табл. 1, оп. 12—15) являются наиболее распространенными. ОПП составляет 30—50 %, основу ценоза образуют стелющиеся кусты *Atriplex cana* до 5—8 см выс. Ярусность не выражена, растения сосредоточены до высоты 8—12 см. Видовая насыщенность (высшие сосудистые) составляет 10—12 видов на 1 ар. В качестве постоянных содоминантов выступают *Psathyrostachys hyalantha* и *Camphorosma lessingii*. В сообществе зарегистрировано 10 видов напочвенных лишайников, которые покрывают около 70 % пробной площади. Здесь относительно велико разнообразие напочвенных лишайниковых синузий (табл. 2), из которых основной ценозообразующей является Aspicilia vagans – A. desertorum (ПП — 40 %). Довольно велика площадь, занимаемая синузией Xanthoparmelia camchadalis (17 %), под ней местами развит микроярус из накипных лишайников, представленный синузиями Psora decipiens – Collema limosum и Diploschistes steppicus.

Ежовниковые (*Anabasis salsa*) сообщества (табл. 1, оп. 16—18) более редки и, как правило, приурочены к размываемым перегибам от коренного берега озерной котловины к склону. Проективное покрытие небольшое — от 10 до 30 %. Чистые ежовниковые сообщества редки, чаще наблюдаются полидоминантные.

Вздутосведовые (*Suaeda physophora*) сообщества (табл. 1, оп. 19, 20) отмечены только на выходах красноцветных глин. Они образуют монодоминантные ценозы; лишь в местах контакта с другими типами в них заметную роль начинают играть *Halocnemum strobilaceum* и *Anabasis salsa*. Проективное покрытие составляет 10—20 %, видовая насыщенность — от 3 до 12 видов на 1 ар. По нашим наблюдениям участок, занятый сведовым сообществом, активно размывается, о чем свидетельствует развитие сплошной сети эрозионных борозд; по сравнению с другими участками грунт довольно рыхлый. Косвенно это подтверждается слабым развитием лишайников, в других местах защищающих поверхность грунта от смыва. Аналогичные сообщества были нами обнаружены немного восточнее озера — по берегу небольшого пересыхающего озерка.

В сложении растительных сообществ обследованного участка заметную роль играют лишайники. Напочвенные лишайниковые синузии района исследований подразделяются на 9 социететов. Ввиду недостаточной изученности лишайникового покрова данной территории синузии более высокого классификационного ранга мы не выделяем.

Синузии 3 социететов в сообществах часто образуют верхний микроярус над синузиями накипных лишайников. В целом эти синузии листоватых лишайников наиболее активны в опустыненных степях. Социетет Xanthoparmelia camchadalis (табл. 3) представлен одновидовыми группировками с покрытием 50—70 %. Синузия распространена в большинстве сообществ района исследований и является обычной в равнинных степях Алтайского края. Социетет Xanthoparmelia camchadalis – Parmelia ryssolea бидоминантен и обычно представлен этими 2 видами. Лишь в ломкоколосниково-кокпековых сообществах в данную синузию добавляется *Aspicilia fruticulosa* (Eversm.) Flag. Социетет Parmelia ryssolea распространен в типчаково-полынных и ломкоколосниково-кокпековых сообществах, преобладая в первых, где в состав синузии добавляются виды *Aspicilia fruticulosa* и *Xanthoparmelia camchadalis* с покрытием 3—5 %.

Социетет Aspicilia vagans – A. desertorum встречен лишь в пустынных кокпековых сообществах, где он покрывает около 40 % площади. В синузии зарегистрировано 7 видов, из которых доминирует *A. vagans* Oxner, а в качестве содоминанта выступает *A. desertorum* (Krempelh.) Mereschk., обрастающий со всех сторон мелкие пластинки глинистых сланцев. Большую встречаемость, но малое проективное покрытие в синузиях имеют *A. fruticulosa* и *Collema limosum* (Ach.) Ach.

В социетете Psora decipiens – Collema limosum доминирует чешуйчатый лишайник *Psora decipiens* (Hedw.) Hoffm. В ломкоколосниково-типчаковых сообществах ему содоминирует *Collema limosum.* В пустынных кокпековых сообществах проективное покрытие *C. limosum* снижается и на позиции содоминанта выходит *Aspicilia vagans*, которому сопутствует *A. desertorum* (табл. 3).

Социетет Collema limosum одновидовой. Он довольно редок и встречен в ломкоколосниково-кокпековых сообществах и лессинговоковыльных зональных степях, где покрывает 7—10 % площади, образуя на почве черные пятна.

Социетет Diploschistes steppicus распространен в большинстве сообществ района исследований и часто образует нижний микроярус под синузией Xanthoparmelia camchadalis. Наиболее активна синузия в лессинговоковыльных степях, где покрывает около 35 % площади, придавая поверхности почвы характерный пепельный цвет. Синузия здесь 2—3-видовая с заметным участием *Phaeorrhiza sareptana* (Tomin) H. Mayrhofer et Poelt. В ломкоколосниковых степях состав синузии обогащается лишайниками *Collema limosum*, *Acarospora schleicheri* (Ach.) A. Massal. и комплексом видов, растущих на растительных остатках — *Caloplaca holocarpa* (Ach.) A. E. Wade, *Candelariella aurella* (Hoffm.) Zahlbr., *Lecanora hagenii* (Ach.) Ach. В кокпековых пустынных фитоценозах последние 4 вида выпадают и в качестве содоминанта выступает *Aspicilia vagans*, которому сопутствуют *A. desertorum*, *Psora decipiens* и *Rinodina mucronatula* H. Magn.

Социетет Diploschistes steppicus – Aspicilia fruticulosa в противоположность предыдущей синузии довольно стенотопен. Он встречен лишь в ломкоколосниково-кокпековых степях с ПП около 30 %. Помимо основных доминантов в сложении синузии принимают участие еще 7 видов (табл. 3), из которых наиболее постоянны *Acarospora schleicheri* и *Phaeorrhiza sareptana.*

Последний из выделенных нами социететов — Phaeophyscia constipata — относительно многовидовой (11 лишайников), но он редок и описан лишь в ломкоколосниковых степях, где покрывает менее 5 % площади.

В целом наибольший вклад в сложение растительного покрова района исследований вносят синузии листоватых лишайников Xanthoparmelia camchadalis, Xanthoparmelia camchadalis – Parmelia ryssolea и синузии накипных лишайников Diploschistes steppicus, Diploschistes steppicus – Aspicilia fruticulosa, Aspicilia vagans – A. desertorum.

Всего в окрестностях озера нами собрано 46 видов лишайников. На почве зарегистрировано 16 видов: *Acarospora schleicheri*, *Aspicilia desertorum*, *A. fruticulosa*, *A. hispida* Mereschk., *A. vagans*, *Cladonia pyxidata* (L.) Hoffm., *Collema limosum*, *Diploschistes steppicus* Reichert, *Parmelia ryssolea*, *Phaeophyscia constipata* (Norrl. et Nyl.) Moberg, *Phaeorrhiza sareptana*, *Physconia muscigena* (Ach.) Poelt, *Psora decipiens*, *Rinodina mucronatula*, *Toninia coeruleonigricans* (Lightfl.) Th. Fr., *Xanthoparmelia camchadalis.* Из них 12 являются степными ксерофитами (географические элементы приводятся в основном по: Седельникова, 1990). Среди лишайников данной группы наиболее интересна находка *Aspicilia hispida*, впервые приводимая для Алтайского края. На изученных нами образцах обнаружены апотеции, ранее у данного вида не наблюдавшиеся (Окснер, 1971). На органических остатках произрастают монтанные плюрирегиональные виды *Candelariella aurella*, *Caloplaca cerina* (Hedw.) Th. Fr., *C. holocarpa* и *Lecanora hagenii.*

На валунах зарегистрировано 24 вида — *Acarospora badiofusca* (Nyl.) Th. Fr., *A. veronensis* A. Massal., *Aspicilia cinerea* (L.) Körb., *A. desertorum*, *A. obscurata* (Fr.) Arnold, *Caloplaca variabilis* (Pers.) Müll. Arg., *Candelariella vitellina* (Hoffm.) Müll.

ТАБЛИЦА 3

Типичные описания напочвенных лишайниковых синузий

Номер описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Социетет	1	1	2	2	3	3	4	4	5	5	6	6	7	7	8	8	9
Xanthoparmelia camchadalis	6	5	6	5													
Parmelia ryssolea			3	3	4	4											+
Aspicilia vagans							5	4	3						2		
A. desertorum							4	3	+								
Psora decipiens									5	4							
Collema limosum								2	3	3	4	3	+				2
Diploschistes steppicus							+						3	4	3	4	
Aspicilia fruticulosa	2			2	2		+	3							4	1	1
Phaeorrhiza sareptana													2		1		1
Acarospora schleicheri													+			1	
Candelariella aurella													+	+			1
Phaeophyscia constipata																	3
Caloplaca holocarpa									+				+	+			+
Cladonia pyxidata															1		+
Lecanora hagenii														+			+
Aspicilia hispida																	+
Caloplaca cerina																	+

Примечание. 1 — Xanthoparmelia camchadalis, 2 — Xanthoparmelia camchadalis – Parmelia ryssolea, 3 — Parmelia ryssolea, 4 — Aspicilia vagans – Aspicilia desertorum, 5 — Psora decipiens – Collema limosum, 6 — Collema limosum, 7 — Diploschistes steppicus, 8 — Diploschistes steppicus – Aspicilia fruticulosa, 9 — Phaeophyscia constipata. Шкала проективного покрытия соответствует таковой в табл. 1.

Arg. var. *assericola* Räsänen., *Dimelaena oreina* (Ach.) Norm., *Lecania erysibe* (Ach.) Mudd, *Lecanora crenulata* Hook., *L. frustulosa* (Dicks.) Ach., *L. lithophila* (Wallr.) Oxner, *L. muralis* (Schreb.) Rabenh., *Melanelia tominii* (Oxner) Essl., *Neofuscelia pulla* (Ach.) Essl., *Protoparmelia nephaea* (Sommerf.) R. Sant., *Ramalina polymorpha* (Ach.) Ach., *Rhizocarpon montagnei* (Flotow et Körb.) Körb., *Rhizoplaca melanophthalma* (DC.) Leuckert et Poelt, *R. peltata* (Ramond) Leuckert et Poelt, *Schaereria fuscocinerea* (Nyl.) Clauzade et Roux, *Xanthoparmelia somloënsis* (Gyeln.) Hale, *Xanthoria elegans* (Link) Th. Fr., *Synalissa symphorea* (Ach.) Nyl. Из них большинство видов (15) являются степными ксерофитами, но довольно велика для данной территории также доля арктоальпийских криофитов и монтанных ксеромезофитов (по 3 вида).

На кустарничках (*Atriplex cana*) обнаружены обычные на растительных остатках *Caloplaca cerina*, *Candelariella aurella* и *Lecanora hagenii*, а также 3 вида, относящиеся к неморальному элементу — *Physcia tenella* (Scop.) DC., *Rinodina archaea* (Ach.) Arnold и *Xanthoria fallax* (Hepp) Arnold.

Уникальность ландшафта, флоры и растительности, интересная и лежащая в прямом смысле на поверхности история данного участка, а также ранимость пустынных ценозов требуют создания биорезервата в окрестностях оз. Большой Тассор. На наш взгляд, участок должен захватить бассейн озера со всем разнообразием солончаков, описанный нами участок с пустынными сообществами и прилегающие степные массивы. Все эти территории образуют крупный и достаточно монолитный блок естественных экосистем, его площадь по предварительным оценкам составляет около 500 га. Справедливости ради надо отметить, что современное состояние предлагаемой для охраны территории нельзя назвать катастрофическим, чему не в последнюю очередь способствовало общее снижение поголовья скота в последнее десятилетие.

Несмотря на это, ситуация может начать развиваться в обратном направлении, поэтому единственным способом сохранения уникальных сообществ является организация особо охраняемого природного объекта с запрещением выпаса в пустынных сообществах и его ограничением в окружающей степи.

Авторы выражают глубокую благодарность Н. В. Седельниковой (Центральный сибирский ботанический сад) за помощь, оказанную при определении лишайников, а также коллективу гербария им. В. В. Сапожникова (Барнаул) за предоставленную возможность участия в экспедициях.

Исследования выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 99-04-49275).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Адаменко О. М. Предалтайская впадина и проблемы формирования предгорных опусканий. Новосибирск, 1976. 183 с.

Зеленая книга Сибири. Новосибирск, 1996. 396 с.

Карта растительности Казахстана и Средней Азии в пределах пустынной области м. 1 : 2 500 000. 1995. 3 л.

Красная книга Алтайского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. Барнаул, 1998. 306 с.

Крылов П. Н. Chenopodiaceae // Флора Западной Сибири. Томск, 1930. Вып. 4. С. 872—976.

Лавренко Е. М. Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. М.; Л., 1962. 169 с.

Малолетко А. М. Палеогеография предалтайской части Западной Сибири. Томск, 1972. 227 с.

Мусаев И. Ф. Северные пределы распространения характерных компонентов туранской пустынной флоры // Ареалы растений флоры СССР. Л., 1965. С. 93—139.

Никольская Н. И. Растительность солончаков на «Карте растительности СССР» для вузов // Геоботаническое картографирование 1984. Л., 1984. С. 20—25.

Окснер А. Н. Aspicilia // Определитель лишайников СССР. Л., 1971. Вып. 1. С. 146—217.

Растительность (карта) // Алтайский край. Атлас. М.; Барнаул, 1978. Т. 1. С. 116—118.

Рачковская Е. И. О пустынном типе растительности // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 9. С. 53—60.

Рачковская Е. И., Сафронова И. Н. Новая карта ботанико-географического районирования Казахстана и Средней Азии в пределах пустынной области // Геоботаническое картографирование 1992. Л., 1994. С. 33—49.

Седельникова Н. В. Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья. Новосибирск, 1990. 175 с.

Хрусталева И. А. Конспект флоры окрестностей озера Большой Тассор // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Сборник научных статей гербария им. В. В. Сапожникова. Барнаул, 1997. Вып. 3. С. 23—26.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
Новосибирск
E-mail: root@botgard.nsk.su

Получено 21 IV 1999

SUMMARY

Relict plant communities of desert type with the dominance of *Anabasis salsa*, *Atriplex cana*, *Suaeda physophora* were described in south-west Altai territory. The geological history of the lake Bolshoi Tassor region associated with the development of desert and steppe coenoses was considered. The typological diversity of vegetation represented by the steppe and desert communities was demonstrated. The diversity of lichens, a constant component of the steppe and desert communities (46 species), was shown. The data on their coenotic arrangement were given. Nine societets of onground lichen sinusia were identified together with their input into composition of plant communities.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 581.526.323.3 : 582.232 (265.5)

© Р. Н. Белякова

КОНСПЕКТ ФЛОРЫ *CYANOPHYTA* БЕНТОСА ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ РОССИИ. 1. *CHROOCOCCALES* (*MICROCYSTACEAE*, *CHROOCOCCACEAE*)

R. N. BELJAKOVA. SYNOPSIS OF THE BENTHIC *CYANOPHYTA* FLORA OF THE RUSSIAN FAR-EASTERN SEAS. 1. *CHROOCOCCALES* (*MICROCYSTACEAE*, *CHROOCOCCACEAE*)

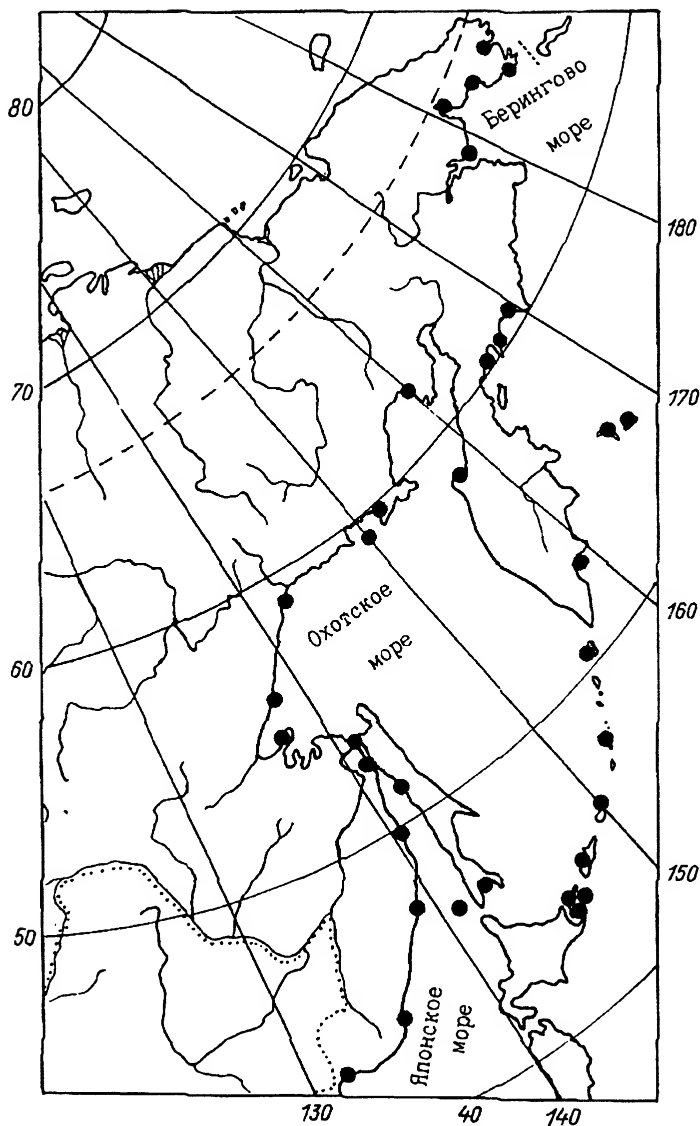
По результатам инвентаризации и критического изучения систематики *Cyanophyta* семейств *Microcystaceae* и *Chroococcaceae* российского побережья дальневосточных морей составлен аннотированный список 37 видов. Предложены новое название и статус: *Aphanocapsa fremyi* nom. et stat. nov. (= *A. endolithica* var. *marina* Frémy; *Microcystis anodontae* var. *marina* (Frémy) Kossinskaja). 5 видов указываются для морей впервые. Впервые приводятся сведения о флоре северо-западного побережья Японского моря (исключая залив Петра Великого), Охотского моря, Курильских и Малых Курильских о-вов. На основе оригинальных данных даны характеристики местообитаний, встречаемости и обилия, указаны местонахождения видов в пределах морей. Некоторые виды снабжены критическими примечаниями по систематике. Материал расположен по системе J. Komárek и K. Anagnostidis (1986).

Ключевые слова: *Cyanophyta*, дальневосточные моря, бентос, конспект флоры.

Литературные сведения о флоре синезеленых водорослей — *Cyanophyta* — бентоса дальневосточных морей не полны. В течение длительного времени в пределах морей было известно лишь 16 видов (16 видов в Японском море, по 5 — в Охотском и Беринговом), приводимых наряду с водорослями-макрофитами или в составе фитопланктона в работах отечественных и зарубежных исследователей (Зинова, 1928, 1929, 1933, 1940а, б, 1953, 1954а—в; Гайл, 1950; Tokida, 1954; Щапова, 1957; Щапова и др., 1957; Funahashi, 1966; Кусакин, Иванова, 1978). Впоследствии автором статьи были изучены синезеленые водоросли отдельных акваторий Японского и Берингова морей (Белякова, 1975, 1978, 1987а, 1988в), в обрастании антропогенных субстратов Японского моря (Белякова, 1981, 1988г), описаны новые для науки виды, приведены данные о морфологии, биологии и систематике некоторых видов, а также о редких флористических находках (Белякова, 1988а, б, 1989а, б), проведены предварительные таксономический и эколого-географический анализы флоры (Белякова, 1987б). Данные автора вошли в «Таксономический каталог биоты залива Петра Великого» (Адрианов, Кусакин, 1998). Всего в этих исследованиях опубликовано 165 видов, что составляет приблизительно 2/3 от числа известных ныне видов. Все они в совокупности дают необходимое представление о составе обсуждаемой флоры. Однако данные о флоре северо-западного побережья Японского моря (за исключением залива Петра Великого), Охотского моря, Курильских и Малых Курильских о-вов до настоящего времени оставались неопубликованными. Кроме того, систематика отдельных таксонов и система *Cyanophyta*, используемые в предыдущих исследованиях, определенным образом устарели.

Предлагаемая серия статей является итогом изучения дальневосточной флоры. В ее основе критическое изучение систематики и номенклатуры синезеленых водорослей, а также системы *Cyanophyta* в целом, обобщение данных по их экологии и распространению.

Материалом для работы послужили сборы автора в 1970—1976 и 1983 гг. в Японском, Охотском и Беринговом морях в период 7 экспедиций Института биологии



Карта-схема дальневосточных морей России.
Показаны пункты сбора проб.

моря ДВО РАН (ИБМ ДВО РАН) и ряда экскурсий, а также в период пятилетних (1972—1976) сезонных исследований, проведенных на биостанциях и стационарах ИБМ ДВО РАН. Использованы также коллекции водорослей из Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, Зоологического института РАН, ИБМ ДВО РАН, Сахалинского отделения Тихоокеанского института рыбного хозяйства и океанографии, Санкт-Петербургского государственного университета, собранные в течение последних 90 лет (определение водорослей в них проведено автором). Пункты отбора проб указаны на рисунке. Помимо материала из дальневосточных морей изучены образцы из классических эксикат V. B. Wittrock, O. Nordstedt (1879, 1880, 1883, 1884, 1889, 1893, 1896, 1903) и F. S. Collins, I. Holden, W. A. Setchell (1895—1905, 1907—1913), а также из гербариев К. Мертенса, H. Womersley, M. Che-

lan и других исследователей. В значительной степени критическое изучение систематики основывалось на сравнительном исследовании синезеленых водорослей, идентифицированных автором из Белого и Баренцева морей, с побережий тропических островов юго-западной части Тихого океана, а также из пресноводных водоемов России (полуострова Чукотский, Ямал, Кольский; северо-запад России) и соленых водоемов Казахстана (озера Кургальджинского заповедника). Всего обработано свыше 1400 проб, собранных на 160 гидробиологических разрезах в дальневосточных морях, 150 листов из эксикат и зарубежных гербариев, около 2000 проб из других акваторий Мирового океана и континентальных водоемов.

Пробы собирали в прибрежной зоне моря — в супралиторали, на литорали и в сублиторали, на побережьях разного биономического типа. Работу проводили общепринятыми методами, рекомендованными для сбора бентосных водорослей (Косинская, 1948; Голлербах, Полянский, 1951). На разрезах собирали и просматривали под микроскопом все типы субстратов (различные виды грунта, растения, животные, антропогенные субстраты), в том числе и те, которые не имели явных признаков присутствия на них синезеленых водорослей. Такой подход позволил существенно расширить список водорослей и получить новые данные по их экологии. Сбор проб в приливно-отливной зоне проводили во время сизигийных отливов. Сублитораль обследовалась водолазами до глубины 10—20 м, а в заливе Петра Великого, кроме того, автором до глубины 2—3 м. Сбор проб из обрастания антропогенных субстратов — экспериментальных пластин из матированного органического стекла, буев, пирсов, причалов, судов каботажного и дальнего плавания и т. п. — осуществлен сотрудниками лаборатории шельфовых сообществ ИБМ ДВО РАН А. Ю. Звягинцевым, Г. И. Каменевым, И. А. Кашиным, А. А. Кубаниным и С. Р. Михайловым в 1972—1983 гг.

Таксономическую обработку материала проводили сравнительным морфолого-эколого-географическим методом, включающим анализ индивидуальной, возрастной, сезонной, экологической и географической изменчивости.

Настоящая статья посвящена водорослям семейств *Microcystaceae* и *Chroococcaceae* порядка *Chroococcales*. Будучи преимущественно континентальными видами, проникающими в моря из прилегающих наземных местообитаний и пресноводных водоемов, они являются случайным, «заносным» элементом дальневосточной флоры. Многие из них встречаются редко и не дают заметного количественного развития. Приводимый аннотированный список содержит 37 видов (31 вид из сем. *Microcystaceae* и 6 из *Chroococcaceae*). 5 видов указываются для морей впервые (в тексте отмечены *), 1 форма — впервые для флоры России (**). С учетом выявленных находок дополнен список водорослей залива Петра Великого (Японское море). Впервые приводятся данные для флоры северо-западной части Японского моря, Охотского моря, Курильских и Малых Курильских о-вов. Для 1 таксона предложены новое название и статус; 2 вида флоры переопределены, 3 — исключены из ее состава.

Аннотации к видам составлены по оригинальным данным. Номенклатурные цитации отражают воззрения автора на систематику и номенклатуру таксонов. В них приведены лишь необходимые базионимы и основные синонимы, имеющие «хождение» в современной отечественной или зарубежной литературе. Аннотации включают также характеристику местообитания, встречаемости, обилия, указание местонахождений в пределах района исследования.

Объем и расположение семейств и подсемейств даются по системе J. Komárek и K. Anagnostidis (1986). Роды в семействах и подсемействах, а также виды в родах расположены по алфавиту.

CYANOPHYTA

Cyanophyceae

Chroococcales

Microcystaceae Elenkin

Aphanothecoideae Komárek et Anagnostidis

* *Aphanothece endophytica* (W. et G. S. West) Komárková-Legnerová et Cronberg, 1994 : 25, pl. 1, *9*; 7, *4*. — *A. nidulans* var. *endophytica* W. et G. S. West, 1912 : 432, tab. 19, fig. 14. — *A. saxicola* f. *endophytica* (W. et G. S. West) Elenkin, Еленкин, 1938 : 151. — *A. saxicola* f. *nidulans* auct. non. (P. Richter) Elenkin : Белякова, 1988в : 14.

Эндофит. Во влагалищах *Rivularia coadunata* в озерке, впадающем в протоку, на границе супралиторали и наземных условий. Обнаружен однажды, единично.

Берингово море: Анадырский залив.

Gloeothece coerulea Geitler, 1927—1928 : 440, Fig. 1; Белякова, 1988в : 15.

В супралиторали слабоприбойного побережья в вертикальных расщелинах скал среди *Calothrix scopulorum*. Найден дважды в незаметном количестве.

Берингово море: Анадырский залив.

* *G. confluens* Nägeli, 1849 : 58, tab. 1.G., fig. 1.

В верхнем горизонте умереннoприбойной галечно-валунной литорали с признаками заиления. Редкий вид, встречающийся в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого.

G. rupestris (Lyngbye) Bornet in Wittrock, Nordstedt, 1880, Fasc. 8, N 399; Белякова, 1975 : 94; Адрианов, Кусакин, 1998 : 12.

В супралиторали умереннoприбойного побережья на скалах. Встречается редко, в заметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого.

Synechococcoideae Komárek et Anagnostidis

Johannesbaptistia pellucida (Dickie) Taylor et Drouet in Drouet, 1938 : 285; Коновалова и др., 1989 : 11, рис. 2, 2; Адрианов, Кусакин, 1998 : 18.

В верхнем горизонте литорали на илисто-песчаном грунте в куту бухты, в условиях слабого водообмена и опреснения. Встречен однажды в нескольких экземплярах.

Японское море: залив Петра Великого.

Synechococcus elongatus (Nägeli) Nägeli, 1849 : 56, tab. 1.E, fig. 2; Белякова, 1988в : 13.

На дне мелководного озерка, потерявшего связь с морем, на границе супралиторали и наземных условий. В незаметном количестве.

Берингово море: Анадырский залив.

Merismopedioideae (Elenkin) Komárek et Anagnostidis

Aphanocapsa fremyi Beljakova nom. et stat. nov. — *A. endolithica* var. *marina* Frémy, 1934 : 17, pl. 3, fig. 4. — *Microcystis anodontae* var. *marina* (Frémy) Kossinskaja, Косинская, 1948 : 46, рис. 43; Белякова, 1975 : 94; Адрианов, Кусакин, 1998 : 12.

Эндолит. В известковых глыбах и домиках Chthamalus dalli в верхнем горизонте умереннoприбойной литорали. Встречен дважды в нескольких экземплярах.

Японское море: заливы Петра Великого и Чихачева.

Найденные образцы по морфологическим признакам (форме и размеру колоний и клеток, характеру их деления и расположения в колониях, особенностям клеточного содержимого) и экологии полностью соответствуют описанному P. Frémy (1934) *Aphanocapsa endolithica* var. *marina*. А. А. Еленкин (1938), не придавая таксономического значения плотности расположения клеток в колониях — признаку, по которому в то время различались 2 морфологически близких рода *Aphanocapsa* Nägeli и *Microcystis* Kützing, включил род *Aphanocapsa* в род *Microcystis*. Этой же точки зрения придерживался ряд отечественных и зарубежных монографов (Голлербах и др., 1953; Starmach, 1966; Bourrelly, 1970; Кондратьева и др., 1984; Музафаров и др., 1987, и др.). *A. endolithica* Ercegović (Ercegović, 1925) Еленкин рассматривал как синоним *A. anodontae* Hansgirg (Hansgirg, 1892a), который в свою очередь был отнесен им к роду *Microcystis*. Следуя учителю, Е. К. Косинская (1948) поместила var. *marina* Frémy в ранге разновидности *M. anodontae* (Hansgirg) Elenkin. Современные данные по изучению жизненных циклов видов родов *Aphanocapsa* и *Microcystis* (Padmaja, 1972; Kováčik, 1983, 1988) позволяют рассматривать эти 2 рода как самостоятельные, поскольку для первого характерны 2 плоскости деления в последующих генерациях, для второго — 3. Поэтому здесь и далее виды *Aphanocapsa* даются в первоначальной концепции. Классификация обсуждаемого таксона в ранге внутривидовой категории ни *A. endolithica*, ни *A. anodontae* не приемлема: *A. endolithica* — крайне сомнительный вид, не относящийся, по-видимому, к роду *Aphanocapsa* (судя по рисунку A. Ercegović (1925 : tab. 1, fig. 11) — многоугольные на оптическом срезе клетки, не находящиеся в стадии деления, большая вариабельность размеров клеток в пределах одной колонии, отчетливый край колониальной слизи) и скорее всего являющийся стадией развития *Hyella*; *A. anodontae* (особенно var. *anodontae*) при определенном сходстве с ним в форме и размерах колоний и клеток отличается иным образом жизни, будучи эпизооидом, развивающимся на раковинах моллюсков в пресноводных водоемах со стоячей водой. Поэтому для обсуждаемого таксона предложен новый статус в ранге вида. Так как в роде *Aphanocapsa* имеется раннее и действительно обнародованное название *A. marina* Hansgirg (Foslie, 1890), для вида предложено заменяющее название *A. fremyi*. *A. fremyi* характеризуется устойчивыми морфологическими признаками по всему ареалу (колонии шаровидные или эллипсоидные, (7.5)10.0—16.0 мкм в диам.; колониальная слизь гомогенная, бесцветная, по краю колонии неотчетливая; клетки шаровидные, при делении эллипсоидные, 1.4—1.6 мкм в диам.; рыхло расположенные; клеточное содержимое бледно или ярко сине-зеленого цвета, нежно зернистое), эндолитическим образом жизни, распространен в низкобореальной подзоне бореальной зоны западной части Тихого и восточной части Атлантического океанов.

A. litoralis Hansgirg, 1892b : 229. — *Microcystis orae* (Hansgirg) Kossinskaja, Косинская, 1948 : 44, рис. 39; Белякова, 1981 : 44, 1987a : 4; Адрианов, Кусакин, 1998 : 12. — *M. halophila* B. Martens et Pankow, 1972 : 784.

A. litoralis f. *litoralis*

В верхнем горизонте умереннoприбойной валунной и скалистой литорали на песчаном с разной степенью заиления грунте, в ваннах, изредка в сублиторали на глубине от 0 до 2.5 м в обрастании экспериментальных пластин, на гидроидах и *Codium fragile*. Редкая, встречающаяся в незаметном количестве форма.

Японское море: залив Петра Великого.

** **A. litoralis f. macrococca (Hansgirg) Beljakova stat. nov.** — *A. litoralis* var. *macrococca* Hansgirg, 1892b : 229, Taf. 1, Fig. 13. — *Microcystis orae* f. *macrococca* (Hansgirg) Kossinskaja, Косинская, 1948, 44. — *M. halophila* var. *macrococca* (Hansgirg) P. Silva in Silva et al., 1996 : 29.

Эпизооид. На Chthamalus dalli в ваннах верхнего горизонта литорали. Встречена однажды, единично.

Японское море: залив Петра Великого.

Современная классификация таксона неоднозначна. Frémy (1934) и H. Kaas (1985) рассматривают его в первоначальной концепции A. Hansgirg (1892b) как разновидность *Aphanocapsa litoralis*. Косинская (1948), присоединяя на основании системы Еленкина (1938) род *Aphanocapsa* к роду *Microcystis*, изменяет название *Aphanocapsa litoralis* на *Microcystis orae* (Hansgirg) Kossinskaja, поскольку наименование «*litoralis*» уже имеется в роде *Microcystis*, а обсуждаемый таксон дает в ранге формы *M. orae*. P. Silva et al. (1996) помещают var./f. *macrococca* в номенклатурный синоним *M. orae* — *M. halophila* Martens et Pankow в ранге разновидности. Напротив, I. Umezaki и M. Watanabe (1994) считают его синонимом типовой разновидности *Aphanocapsa litoralis*. В изученном материале вегетативные клетки давали 2 плоскости деления в последующих генерациях, поэтому отнесение его к роду *Microcystis*, характеризующемуся 3 плоскостями деления, не приемлемо. Также нецелесообразно объединение типовой разновидности и var./f. *macrococca*, поскольку оба таксона обнаруживают гиатус по морфологическим признакам и различаются по условиям обитания. Для f. *litoralis* характерны бесформенные колонии 65—250 мкм в диам., вегетативные клетки 4—6 мкм в диам., колониальная слизь мягкая, расплывающаяся, неотчетливая

по краю колонии; форма встречается в сравнительно широком температурном диапазоне летом и осенью при среднемесячной температуре воды 18.6—22.0 °С, на разных субстратах и глубинах. Для f. *macrococca* характерны эллипсоидные колонии размерами 35—44 × 53—61 мкм, вегетативные клетки 6—10 мкм в диам., колониальная слизь студенистая нерасплывающаяся, более или менее отчетливая по краю колонии; форма отмечена в августе, в прогреваемых литоральных ваннах, причем только во время потепления внутренних вод залива, средняя температура на поверхности которых составляла 24.1 °С. Более того, обе формы различаются географически: первая — бореально-тропическо-низконотальная западнотихоокеанско-индо-восточноатлантическая; вторая — тропическая того же меридионального распространения. Указанные различия достаточны для повышения ранга var./f. *macrococca* до вида. Однако недостаточное количество имеющегося в нашем распоряжении материала не позволяет это сделать. В соответствии с традициями отечественной школы, признающей внутривидовыми таксонами у синезеленых водорослей формы, а не разновидности, выполнена лишь формальная процедура по замене ранга разновидности на ранг формы.

A. marina Hansgirg in Foslie, 1890 : 169. — *Microcystis marina* (Hansgirg) Kossinskaja, Косинская, 1948 : 43, рис. 38; Белякова, 1978 : 79. — *M. marina* (Hansgirg) P. Silva in Silva et al., 1996 : 30.

В верхнем горизонте умереннoприбойной галечно-валунной литорали. Встречен однажды в нескольких экземплярах.

Берингово море: Олюторский залив.

A. salina Woronichin, Воронихин, 1929 : 30. — *Microcystis salina* (Woronichin) Elenkin, Еленкин, 1938 : 130; Белякова, 1978 : 79.

В куту бухты в устье ручья на песчаном с признаками слабого заиления грунте. Встречен однажды в нескольких экземплярах.

Берингово море: Олюторский залив.

Coelosphaerium kuetzingianum Nägeli, 1849 : 54, tab. 1. C; Белякова, 1988в : 15. — *C. aerugineum* Lemmermann, 1898 : 154. — *C. kuetzingianum* f. *aerugineum* (Lemmermann) Elenkin et Woronichin, Еленкин, 1938 : 271; Белякова, 1975 : 94; Адрианов, Кусакин, 1998 : 11.

В супралиторали скалистого умереннoприбойного побережья в ванночках и на влажных стенах грота, а также на дне мелководного опресненного озерка, потерявшего связь с морем. Редкий, встречающийся единичными экземплярами вид.

Японское море: залив Петра Великого; Берингово море: Анадырский залив.

Для дальневосточных морей приводится форма *C. kuetzingianum* f. *aerugineum* (Lemmermann) Elenkin et Woronichin (Белякова, 1975; Адрианов, Кусакин, 1998), отличающаяся от типовой наличием толстого плотного слоя слизи по краю колонии. На материале их солоноватых и пресных водоемов северо-запада России и полуостровов Ямала и Чукотского выявлено, что этот признак является результатом, по-видимому, возрастной изменчивости, появляясь в пределах одной и той же популяции в более «старых» колониях в водоемах разного типа, расположенных на разной географической широте. Поскольку основные диагностические признаки (размер колоний и клеток), экологические потребности и ареал (мультизональное распространение) обсуждаемых форм совпадают, названная форма рассматривается нами как синоним *C. kuetzingianum* Nägeli. Аналогичной точки зрения, но без аргументации придерживаются Umezaki и Watanabe (1994), а также с долей сомнения (под знаком вопроса) Komárek (1958).

Gomphosphaeria aponina Kützing, 1836 : Dec. 16, N 151; Белякова, 1978 : 79, 1987а : 5; Адрианов, Кусакин, 1998 : 12.

В куту бухты в устье реки на заиленном грунте. Редкий, встречающийся единичными экземплярами вид.

Японское море: залив Петра Великого; Берингово море: Олюторский залив.

G. virieuxii Komárek et Hindák, 1988 : 219. — *G. aponina* var. *delicatula Virieux*, 1916 : 69. — *G. aponina* f. *delicatula* (Virieux) Elenkin, Еленкин, 1938 : 285; Белякова, 1975 : 94; Адрианов, Кусакин, 1998 : 12.

В куту бухты в устье реки на заиленном грунте в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого.

Merismopedia elegans A. Braun ex Kützing, 1849 : 472; Белякова, 1981 : 44.

На глубине 0 м в обрастании экспериментальных пластин, в условиях слабого водообмена и опреснения. Встречается единичными экземплярами.

Японское море: залив Петра Великого.

M. glauca (Ehrenberg) Nägeli, 1849 : 55, tab. 1D, fig. 1; Белякова, 1975 : 94, 1987а : 4; Адрианов, Кусакин, 1998 : 12.

В куту бухты в устье реки на илистом грунте. Встречен однажды в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого.

M. tenuissima Lemmermann, 1898 : 154; Белякова, 1988в : 13. — *M. affixa* auct. non. P. Richter : Белякова, 1978 : 79.

В верхнем горизонте слабоприбойной галечно-валунной литорали на песке возле ручья в куту бухты; на дне мелководного опресненного озерка, потерявшего связь с морем, на границе супралиторали и наземных условий. Редкий вид, встречающийся единичными экземплярами.

Берингово море: Олюторский и Анадырский заливы.

Synechocystis minima Woronichin, Воронихин, 1927 : 24; Белякова, 1975 : 94, 1988в : 13.

В супралиторали в слизи синезеленых водорослей, растущих в расщелинах скал на умереннoприбойных побережьях, а также в верхнем и среднем горизонтах слабоприбойной галечно-валунной литорали. Редкий вид, встречающийся в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого; Берингово море: Анадырский залив.

S. minuscula Woronichin, Воронихин, 1926 : 28; Белякова, 1978 : 79, 1988в : 13.

В супралиторали слабоприбойного побережья на валунах среди синезеленых водорослей, а также в нижнем горизонте литорали на илистом грунте в куту бухты. Встречается редко, в незаметном количестве.

Берингово море: Олюторский и Анадырский заливы.

S. salina Wislouch, 1924 : 111; Белякова, 1988в : 13. — *S. aquatilis* f. *salina* (Wislouch) Komárek, 1976 : 132, fig. 22—28.

В верхнем, реже среднем горизонтах умеренно- и слабоприбойной галечно-валунной литорали среди Chthamalus dalli, Balanus balanoides, зеленых и синезеленых водорослей в условиях опреснения; на дне мелководного опресненного озерка, потерявшего связь с морем. Редкий вид, развивающийся в незаметном количестве.

Японское море: залив Чихачева; Охотское море: Тауйская губа; Берингово море: Анадырский залив.

Вид рассматривается Komárek (1976) в ранге формы *S. aquatilis* Sauvageau. По данным электронной микроскопии (Schiewer, Jonas, 1977; Šmarda et al., 1979; Karlsson et al., 1983), у *S. aquatilis* выявлен специфический наружный слой клеточной стенки с полигональными структурами — редкое явление среди синезеленых водорослей, имеющих однообразное строение клеточных стенок. У *S. salina* подобный слой пока не отмечен. Оба таксона, перекрываясь в размерных характеристиках, различаются по средним их показателям (диаметр клеток у *S. aquatilis* (2.3)4.5—7.0(7.8) мкм, у *S. salina* — (1.8)2.2—4.5(6.5) мкм). Кроме того, при широкой экологической амплитуде произрастания первый приурочен к пресноводным, второй — к солоноватым и соленым водоемам. Ареалы видов в целом совпадают. До тех пор пока не будет установлено аналогичное строение клеточной стенки у *S. salina*, целесообразно классифицировать его в ранге самостоятельного вида.

Microcystoideae Komárek et Anagnostidis

Gloeocapsa compacta Kützing, 1845—1849, 1 : 24, tab. 36, fig. 4; Белякова, 1975 : 94; Адрианов, Кусакин, 1998 : 11.

В супралиторали на скалистых мысах в кутах бухт, изредка на умереннoприбойных открытых побережьях в глубине заливов. Редкий вид, встречающийся в заметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого.

* *G. dermochroa* Nägeli, 1849 : 51.

В супралиторали открытого побережья в расщелинах скал. Редкий вид, встречающийся единичными экземплярами.

Охотское море: Тауйская губа.

G. kuetzingiana Nägeli, 1849 : 51; Белякова, 1975 : 94; Адрианов, Кусакин, 1998 : 12.

В супралиторали на скалистом мысу закрытого слабоприбойного побережья. Встречен однажды в заметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого.

G. punctata Nägeli, 1849 : 51, tab. 1. F, fig. 6; Белякова, 1975 : 94; Адрианов, Кусакин, 1998 : 12.

В супралиторали на скалах, преимущественно в кутах бухт. Редкий вид, встречающийся в заметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого.

G. rupestris Kützing, 1845—1849, 1 : 17, tab. 22, fig. 11; Белякова, 1975 : 94; Адрианов, Кусакин, 1998 : 12.

В супралиторали на скалах закрытого слабоприбойного побережья. Найден однажды в заметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого.

* *G. sanguinea* (C. Agardh) Kützing, 1843 : 175.

В супралиторали на скалах и в гротах, в условиях увлажнения и затенения. редкий вид, встречающийся в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого; Малые Курильские о-ва: о-в Полонского.

В системе Еленкина (1938) вид помещен в синоним *Gloeocapsa magma* (Brébisson) emend. Hollerbach (таксономическая обработка М. М. Голлербаха), который в настоящее время относится к роду *Gloeocapsopsis* Geitler (Komárek, Anagnostidis, 1986), характеризующемуся клетками, делящимися неправильно в различных плоскостях и не достигающими размеров материнской клетки до начала следующего деления. Обсуждаемый вид, имеющий 3 плоскости деления в последующих генерациях и клетки, дорастающие до размеров материнской клетки, соответствует по своему диагнозу роду *Gloeocapsa*.

Microcystis aeruginosa (Kützing) Kützing, 1845—1849, 1 : tab. 8. — *M. aeruginosa* (Kützing) Elenkin f. *aeruginosa* =f. *typica*, Еленкин, 1938 : 113; — *M. aeruginosa* Kützing emend. Elenkin, Голлербах и др., 1953 : 69, p. p.; Белякова, 1987a : 4.

В эстуариях рек на заиленном грунте. Редкий вид, встречающийся в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого.

* *M. firma* (Brébisson et Lenormand) Schmidle, 1902 : 57.

В супралиторальной ванне возле устья реки. Встречен однажды в нескольких экземплярах.

Японское море: залив Петра Великого.

M. holsatica (Lemmermann) Lemmermann, 1907—1910 : 77. — *M. pulverea* f. *holsatica* (Lemmermann) Elenkin, Еленкин, 1938 : 124; Голлербах и др., 1953 : 75, рис. 39, 2; Белякова, 1975 : 94; Адрианов, Кусакин, 1998 : 12.

В верхнем горизонте слабоприбойной литорали на валунах с примесью заиления, в условиях сильного опреснения. Встречен однажды в нескольких экземплярах.

Японское море: залив Петра Великого.

Еленкиным (1938) и Голлербахом с соавт. (1953) вид рассматривался в ранге формы *M. pulverea* (Wood) Elenkin или *M. pulverea* (Wood) Forti emend. Elenkin соответственно. Изучение его морфологии по материалам из водоемов северо-запада России, п-ова Ямал и Казахстана показало устойчивость морфологических признаков (формы и строения колоний, размеров колоний и клеток) в пределах ареала в разных экологических условиях и четкий их гиатус по сравнению с таковыми типовой формы *M. pulverea* в понимании Еленкина и Голлербаха с соавторами. Поэтому обсуждаемый таксон приводится в ранге вида.

M. incerta (Lemmermann) Lemmermann, 1907—1910 : 76, Fig. 12. — *M. pulverea* (Wood) Elenkin, Еленкин, 1938 : 117, p. p. — *M. pulverea* f. *pulverea*, Еленкин, 1938 : 124. — *M. pulverea* (Wood) Forti emend. Elenkin, Голлербах и др., 1953 : 73, p. p. — *M. pulverea* f. *incerta* (Lemmermann) Elenkin, Еленкин, 1938 : 124; Голлербах и др., 1953 : 74, рис. 39, 2; Белякова, 1988в : 13.

В нижней части супралиторали и в верхнем горизонте слабоприбойной литорали на валунах, в условиях опреснения; на дне мелководного опресненного озерка, не имеющего связи с морем. Редкий вид, встречающийся единичными экземплярами.

Берингово море: Олюторский и Анадырский заливы.

M. litoralis (Hansgirg) Forti, 1907 : 89; Белякова, 1987а : 4; Адрианов, Кусакин, 1998 : 12.

На песчаном дне супралиторальных ванн; в сублиторали на глубине от 0 до 2.5 м в обрастании экспериментальных пластин и на гидроидах. Редкий вид, встречающийся обычно единичными экземплярами, изредка в заметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого.

M. reinboldii (P. Richter) Forti, 1907 : 91; Белякова, 1978 : 79.

В верхнем и нижнем горизонтах умеренно- и слабоприбойной литорали на песках и раковинах моллюсков в кутах бухт первого и второго порядков. Редкий вид, встречающийся в незаметном количестве.

Берингово море: Олюторский залив.

Chroococcaceae Nägeli

Chroococcus dispersus (Keissler) Lemmermann, 1903—1904 : 102. — *Gloeocapsa minor* f. *dispersa* (Keissler) Hollerbach, Еленкин, 1938 : 238, рис. 73, d—f; Белякова, 1975 : 94.

В супралиторали на илисто-песчаном грунте в устье реки. Встречен однажды в нескольких экземплярах.

Японское море: залив Петра Великого.

В системе Еленкина (1938) род *Chroococcus* Nägeli включен в род *Gloeocapsa* Kützing на основании сходства в строении колоний и форме клеток (систематическая разработка Голлербаха). Того же мнения придерживались Голлербах с соавт. (1953), K. Pork (1955), K. Starmach (1966), Н. В. Кондратьева с соавт. (1984), А. М. Музафаров с соавт. (1987). Многими зарубежными исследователями эти роды традиционно рассматривались как самостоятельные (Geitler, 1932; Desikachary, 1959; Skuja, 1964; Komárek, Anagnostidis, 1986, и др.). Результаты изучения жизненных циклов видов обсуждаемых родов (Golubić, 1967; Padmaja, 1972; Kováčik, 1983, 1988) также позволяют считать их самостоятельными. Оба рода характеризуются делением клеток в 3 плоскостях в последующих генерациях, но отличаются особенностями роста клеток в онтогенезе: в роде *Chroococcus* дочерние клетки не дорастают до размеров материнской клетки до начала следующего деления, в роде *Gloeocapsa* — дорастают. Поэтому в статье род *Chroococcus* дается в первоначальном объеме.

C. limneticus Lemmermann, 1898 : 153. — *Gloeocapsa limnetica* (Lemmermann) Hollerbach, Еленкин, 1938 : 236; Белякова, 1987а : 5; Адрианов, Кусакин, 1998 : 12.

В супралиторали на илисто-песчаном грунте в устье реки. Редкий вид, встречающийся единичными экземплярами.

Японское море: залив Петра Великого.

C. minutus (Kützing) Nägeli, 1849 : 46. — *Gloeocapsa minuta* (Kützing) Hollerbach ampl., Еленкин, 1938 : 233; Белякова, 1988в : 14.

На дне мелководного сильно опресненного озерка, не имеющего связи с морем. Встречен однажды в нескольких экземплярах.

Берингово море: Анадырский залив.

C. turgidus (Kützing) Nägeli, 1849 : 46; Гайл, 1950 : 115, табл. 27, рис. 13. — *Gloeocapsa turgida* (Kützing) Hollerbach emend., Еленкин, 1938 : 211; Белякова, 1975 : 94, 1978 : 79, 1987а : 5, 1988в : 15; Адрианов, Кусакин, 1998 : 12.

В супралиторали и верхнем горизонте умеренно- и слабоприбойной литорали. На открытых побережьях (входные мысы бухт) развивается в ваннах и микротрещинах скал, реже на скалистых глыбах среди Chthamalus dalli, на полузакрытых побережьях в глубине заливов и бухт — на рыхлых и твердых грунтах (песок, галька, гравий, валуны, скалы), в гротах, изредка на раковинах Littorina. Редкий вид, обычно встречающийся в незаметном количестве. Массовое развитие отмечено однажды на стенках грота в заливе Восток (залив Петра Великого) Японского моря.

Японское море: залив Петра Великого, бухты Ольги и Владимира, залив Чихачева; Охотское море: Тауйская губа; Берингово море: Олюторский и Анадырский заливы; Курильские о-ва: о-в Кунашир.

Gloeocapsopsis crepidinum (Thuret) Geitler ex Komárek, 1993 : 24. — *Gloeocapsa crepidinum* Thuret in Bornet, Thuret, 1876 : 1, tab. 1, fig. 1—4; Белякова, 1975 : 94, 1978 : 79, 1987а : 4, 1988в : 14; Адрианов, Кусакин, 1998 : 11.

Преимущественно в верхнем горизонте умереннoприбойной литорали и в супралиторали на валунах, глыбах, скалах, изредка раковинах Littorina. На слабоприбойных побережьях заходит в средний горизонт литорали, на прибойных мысах растет только в супралиторали в расщелинах скал. Встречается спорадически, в небольшом количестве.

Японское море: залив Петра Великого, Татарский пролив, залив Чихачева; Охотское море: Шантарские о-ва (о-в Большой Шантар), Тауйская губа; Берингово море: Олюторский и Анадырский заливы; о-в Сахалин (западное побережье); Малые Курильские о-ва: о-в Полонского.

G. magma (Brébisson) Komárek et Anagnostidis, 1986 : 191. — *Gloeocapsa magma* (Brébisson) Kützing, 1845—1849, 1 : 17, tab. 22, fig. 1; Зинова, 1954а : 264, 1954б : 320. — *G. magma* (Brébisson) Kützing emend. Hollerbach, Еленкин, 1938 : 175, рис. 46; Белякова, 1975 : 94, 1988в : 14; Адрианов, Кусакин, 1998 : 12.

В супралиторали на скалах открытых и полузакрытых побережий. На слабоприбойных скалистых побережьях опускается в верхний горизонт литорали. Редкий вид, чаще встречающийся в заметном количестве. В южной части ареала (залив Петра Великого) отмечен иногда в массе, в северной (Анадырский залив) — обычно в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого; Охотское море: мыс Лазарева, Тауйская губа; Берингово море: Анадырский залив; Малые Курильские о-ва: о-в Полонского.

Nomina exclusenda

Следующие виды исключаются из состава флоры дальневосточных морей:

Dactylococcopsis rhaphidioides Hansgirg (Белякова, 1978) = споры *Stichococcus subtilis* (Kützing) Klerck (Drouet, Daily, 1956, по результатам изучения типового материала) или *Ankistrodesmus angustus* Bern. (Komárek, 1969);

Dactylococcopsis rupestris Hansgirg (Белякова, 1975) = споры *Stichococcus subtilis* (Drouet, Daily, 1956, по результатам изучения типового материала) или *Ankistrodesmus convolutus* Corda (Komárek, 1969);

Gloeocapsa vacuolata (Skuja) Hollerbach (sensu Белякова, 1978) = бактерия.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 96-04-48871).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Адрианов А. В., Кусакин О. Г. Таксономический каталог биоты залива Петра Великого Японского моря. Владивосток, 1998. 349 с.

Белякова Р. Н. Синезеленые водоросли в обрастаниях естественных субстратов залива Восток Японского моря // Обрастания в Японском и Охотском морях. Владивосток, 1975. С. 92—107.

Белякова Р. Н. Синезеленые водоросли литорали бухты Лаврова (Берингово море) // Литораль Берингова моря и юго-восточной Камчатки. М., 1978. С. 78—84.

Белякова Р. Н. Синезеленые водоросли в обрастании экспериментальных пластин бухты Витязь (Японское море) // Организмы обрастания дальневосточных морей. Владивосток, 1981. С. 42—50.

Белякова Р. Н. Морские синезеленые водоросли дальневосточного морского заповедника // Новости сист. низш. раст. 1987а. Т. 24. С. 3—8.

Белякова Р. Н. Cyanophyta дальневосточных морей СССР // I Всесоюз. конф. «Актуальные проблемы современной альгологии» (Черкассы, 23—25 сент. 1987 г.): Тез. докл. Киев, 1987б. С. 58.

Белякова Р. Н. К морфологии и биологии некоторых морских синезеленых водорослей // Новости сист. низш. раст. 1988а. Т. 25. С. 3—9.

Белякова Р. Н. Первая находка *Solentia paulocellularis* (Erceg.) Le Campion-Alsumard et Golubić (*Cyanophyta*) в СССР // Там же. 1988б. С. 9—12.

Белякова Р. Н. Синезеленые водоросли северо-западного побережья Берингова моря // Там же. 1988в. С. 12—27.

Белякова Р. Н. Синезеленые водоросли в обрастании антропогенных субстратов северо-западной части Японского моря // Тез. докл. VIII делегат. съезда ВБО. Алма-Ата, 1988 г. С. 112.

Белякова Р. Н. Новые виды *Cyanophyta* из дальневосточных морей СССР // Новости сист. низш. раст. 1989а. Т. 26. С. 17—23.

Белякова Р. Н. К таксономии *Calothrix plana* (Harv.) V. Poljansk. // Там же. 1989б. С. 23—28.

Белякова Р. Н. Флора *Cyanophyta* бентоса дальневосточных морей СССР: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1989в. 230 с.

Воронихин Н. Н. Очерк растительности горько-соленых озер в окрестностях Пятигорска (Терского округа) // Тр. Бальнеолог. ин-та на Кавказ. Мин. Водах. 1926. Т. 3. С. 1—34.

Воронихин Н. Н. Материалы к альгологической флоре и растительности минеральных источников группы Кавказских Минеральных Вод // Тр. Бальнеолог. ин-та на Кавказ. Мин. Водах. 1927. Т. 5. С. 1—32.

Воронихин Н. Н. Материалы к изучению альгологической растительности Кулундинской степи // Изв. ГБС. 1929. Т. 28. Вып. 1—2. С. 12—40.

Гайл Г. И. Определитель фитопланктона Японского моря // Изв. Тихоокеан. науч.-исслед. ин-та рыб. хоз-ва и океанографии. 1950. Т. 33. С. 3—177.

Голлербах М. М., Косинская Е. К., Полянский В. И. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 2. Синезеленые водоросли. М., 1953. 647 с.

Голлербах М. М., Полянский В. И. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 1. Пресноводные водоросли и их изучение. М., 1951. 200 с.

Еленкин А. А. Синезеленые водоросли СССР. Спец. часть. Вып. 1. М.; Л., 1938. 984 с.

Зинова Е. С. Водоросли Японского моря. Зеленые // Изв. Тихоокеан. науч.-промысл. станции. 1928. Т. 2. Вып. 2. С. 3—46.

Зинова Е. С. Водоросли Японского моря (Бурые) // Изв. Тихоокеан. науч.-промысл. станции. 1929. Т. 3. Вып. 4. С. 3—62.

Зинова Е. С. Водоросли Камчатки // Исслед. морей СССР. 1933. Вып. 17. С. 7—42.

Зинова Е. С. Водоросли Японского моря. Красные водоросли (*Rhodophyceae*) // Тр. Тихоокеан. комитета. 1940а. Т. 5. С. 1—164.

Зинова Е. С. Морские водоросли Командорских островов // Там же. 1940б. С. 167—237.

Зинова Е. С. К флоре водорослей Японского моря // Бот. материалы Отдела спор. раст. БИН АН СССР. 1953. Т. 9. С. 95—108.

Зинова Е. С. Водоросли Охотского моря // Тр. БИН АН СССР. Сер. 2. 1954а. Вып. 9. С. 259—310.

Зинова Е. С. Водоросли Татарского пролива // Там же. 1954б. С. 311—364.

Зинова Е. С. Морские водоросли юго-восточной Камчатки // Там же. 1954в. С. 365—400.

Кондратьєва Н. В., Коваленко О. В., Приходькова Л. П. Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Вып. 1. Ч. 1. Синьозелені водорості — *Cyanophyta*. Київ, 1984. 387 с.

Коновалова Г. В., Орлова Т. Ю., Паутова Л. А. Атлас фитопланктона Японского моря. Л., 1989. 159 с.

Косинская Е. К. Определитель морских синезеленых водорослей. М.; Л., 1948. 278 с.

Кусакин О. Г., Иванова М. Б. Беринговоморская литораль Чукотки // Литораль Берингова моря и юго-восточной Камчатки. М., 1978. С. 10—40.

Музафаров А. М., Эргашев А. Э., Халилов С. Определитель синезеленых водорослей Средней Азии. I. Ташкент, 1987. 406 с.

Щапова Т. Ф. Литоральная флора материкового побережья Японского моря // Тр. Ин-та океанологии. 1957. Т. 23. С. 21—66.

Щапова Т. Ф., Мокиевский О. Б., Пастернак Ф. А. Флора и фауна прибрежных зон острова Путятина (Японское море) // Там же. 1957. С. 67—101.

Bornet E., Thuret G. Notes algologigues... Fasc. 1. Paris, 1876. 72 p.; Fasc. 2. Paris, 1880. P. 73—196.

Bourrelly P. Les algues d'eau douce. T. 3. Paris, 1970. 512 p.

Collins F. S., Holden I., Setchell W. A. Phycotheca Boreali-Americana: Algae of North America. Malden, 1895. Fasc. 1, 3; 1896. Fasc. 4, 5; 1897. Fasc. 6—8; 1898. Fasc. 10; 1899. Fasc. 12, 13; 1900. Fasc. 15, 16; 1901. Fasc. 17, 18; 1902. Fasc. 19, 20, C; 1903. Fasc. 21—23; 1904. Fasc. 24; 1905. Fasc. 25, 26; 1907. Fasc. 27—29; 1908. Fasc. 30; 1909. Fasc. 32; 1910. Fasc. 33; 1911. Fasc. 35, 36; 1912. Fasc. 38; 1913. Fasc. 39.

Desikachary T. V. Cyanophyta. New Delhi, 1959. 686 p.

Drouet F. Notes on *Myxophyceae*, I—IV // Bull. Torrey Bot. Club. 1938. Vol. 65. P. 285—292.

Drouet F., Daily W. Revision of the coccoid *Myxophyceae* // Butler Univ. Bot. Studies. 1956. Vol. 12. 218 p.

Ercegović A. La vegetation des lithophytes sur les dolomites en Croatie // Acta Bot. Inst. Bot. Zagreb. 1925. Vol. 1. P. 64—114.

Forti A. Myxophyceae // Toni J. B. de. Sylloge algarum... T. 5. Patavii, 1907. 761 p.

Foslie M. Contribution to knowledge of the marine algae of Norway. 1. East-Finmarken // Tromso Museums Aarshefter. 1890. Vol. 13. P. 1—186.

Frémy P. Les Cyanophycees des cotes d'Europe // Mem. Soc. Nat. Sci. Natur. Math. Cherbourg. 1934. T. 41. 234 p.

Funahashi S. Marine algae from Vladivostok and its vicinity // Bull. Jap. Soc. Phycology. 1966. Vol. 14. N 3. P. 23—41.

Geitler L. Neue Blaualgen aus Lunz // Arch. Protistenk. 1927—1928. Bd 60. H. 2. S. 440—448.

Geitler L. Cyanophyceae // Rabenhorst L. Kryptogamen-Flora von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz. Bd 14. Leipzig, 1932. 1196 S.

Golubić S. Zwei wichtige Merkmale zur Abgrenzung der Blaualgengattungen // Schweiz. Z. Hydrol. 1967. Bd 29. S. 176—184.

Hansgirg A. Prodromus der Algenflora von Böhmen. T. 2 // Arch. Naturwiss. Landesdurchforsch. Böhmen. 1892a. Bd 8. H. 4. S. 1—268.

Hansgirg A. Neue Beitrage zur Kenntniss der Meeresalgen- und Bacteriaceen-Flora der österreichisch-ungarischen Küstenlander // Sitzungsberichte Königl. Böhmischen Gesellschaft Wissenschaften. 1892b. S. 212—249.

Kaas H. Algal studies of the Danish Wadden Sea. 3. Blue-green algae in tidal flat sediments (sand flats and lower salt marsh) at Rejsby; taxonomy and ecology // Opera Bot. 1985. N 79. P. 38—61.

Karlsson B., Vaara T., Lounatmaa K., Gyllenberg H. Three-dimensional structure of the regularly constructed surface layer from *Synechocystis* sp. strain CLII // J. Bacter. 1983. Vol. 156. N 3. P. 1338—1343.

Komárek J. Die taxonomische Revision der planktischen Blaualgen der Tschechoslowakei // J. Komárek, H. Ettl. Algologische Studien. Prag, 1958. S. 7—206.

Komárek J. On the validity of the genus *Dactylococcopsis* (*Cyanophyceae*) // Osterr. Bot. Z. 1969. Bd 117. H. 3. P. 248—257.

Komárek J. Taxonomic review of the genera *Synechocystis* Sauv. 1892, *Synechococcus* Näg. 1849, and *Cyanothece* gen. nov. (*Cyanophyceae*) // Arch. Protistenk. 1976. Bd 118. H. 3. P. 119—179.

Komárek J. Validation of the genera *Gloeocapsopsis* and *Asterocapsa* (*Cyanoprocaryota*) with regard to species from Japan, Mexico and Himalayas // Bull. Natn. Sci. Mus. Tokyo. Ser. B. 1993. Vol. 19. N 1. P. 19—37.

Komárek J., Anagnostidis K. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 2 — *Chroococcales* // Arch. Hydrobiol. 1986. Suppl. 73. H. 2 (Algological Studies 43). P. 157—226.

Komárek J., Hindák F. Taxonomic review of natural population of the cyanophytes from the *Gomphosphaeria*-complex // Arch. Hydrobiol. 1988. Suppl. 80. H. 1—4 (Algological Studies 50—53). P. 203—225.

Komárková-Legnerová J., Cronberg G. Planktic blue-green algae from lakes in South Scania, Sweden. Pt I. *Chroococcales* // Arch. Hydrobiol. 1994. Suppl. 102 (Algological Studies 72). P. 13—51.

Kováčik L. Type of reproduction of *Aphanocapsa*, in comparison with the genera *Chroococcus*, *Microcystis* and *Merismopedia* // Schweiz. Z. Hydrol. 1983. Bd 45. H. 1. P. 279—282.

Kováčik L. Cell division in simple coccal cyanophytes // Arch. Hydrobiol. 1988. Suppl. 80. H. 1—4 (Algological Studies 50—53). P. 149—190.
Kützing F. T. Algarum aquae dulcis germanicarum Decades. XVI, N 151—160. Halis Saxonum, 1836.
Kützing F. T. Phycologia generalis. Leipzig, 1843. 458 S.
Kützing F. T. Tabulae phycologicae. Bd 1. Nordhausen, 1845—1849. 54 S.
Kützing F. T. Species algarum. Lipsiae, 1849. 922 S.
Lemmermann E. Beiträge zur Kenntniss der Planktonalgen. II. Beschreibung neuer Formen // Bot. Centralbl. 1898. Bd 76. N 5-6. S. 150—156.
Lemmermann E. Das Plankton schwedischer Gewässer // Ark. Bot. 1904. Bd 2. N 2. S. 1—209.
Lemmermann E. Algen I // Kryptogamenflora der Mark Brandenburg und angrenzender Gebiet. Bd 2. Leipzig, 1907—1910. S. 1—256.
Martens B., Pankow H. Taxonomische Bemerkungen zu einigen Algen aus den Bodengewassern des Darss und des Zingst (südliche Ostsee) // Int. Rev. Ges. Hydrobiol. 1972. Bd 57. H. 5. S. 779—800.
Nägeli C. Gattungen einzelliger Algen. Zurich, 1849. 139 S.
Padmaja T. D. Studies on coccoid blue-green algae — II // Taxonomy and biology of blue-green algae. Madras, 1972. P. 75—128.
Pork K. Easti nsv magevete algsinivetikad (*Chroococceae*). Tartu, 1955. 70 lk.
Schiewer U., Jonas L. Die Wirkung unterschiedlicher NaCl-Konzentrationen auf die Ultrastruktur der Blaualgen II. *Synechocystis aquatilis* // Arch. Protistenk. 1977. Bd 119. S. 146—162.
Schmidle W. Algen // A. Engler. Berichte über die botanischen Ergebnisse der Nyassa-See und Kinda-Gebirgs-Expedition der Hermann- und Elisegeb. Heckmann-Wentzel-Stiftung, V // Bot. Jahrb. Systemat. Pflanzengesch. Pflanzengeogr. 1902. Bd 32. H. 1. S. 56—88.
Silva P. C., Basson Ph. W., Moe R. L. Catalogue of the benthic marine algae of the Indian ocean. Berkeley; Los Angeles; London, 1996. 1259 p.
Skuja H. Grundzüge der Algenflora und Algenvegetation der Fjeldgegenden um Abisko in Schwedisch-Lappland // Nova Acta Regiae Soc. Sci. Upsaliensis. Ser. 4. 1964. Vol. 18. N 3. 465 S.
Šmarda J., Čáslavská J., Komárek J. Cell wall structure of *Synechocystis aquatilis* (*Cyanophyceae*) // Arch. Hydrobiol. 1979. Suppl. 56. H. 2 (Algological Studies 23). P. 154—165.
Starmach K. Cyanophyta — sinice, *Glaucophyta* — glaukofity // Flora slodkowodna Polski. T. 2. Warszawa, 1966. 806 S.
Tokida J. The marine algae of Southern Saghalin // Mem. Fac. Fish.. Hokkaido Univ. 1954. Vol. 2. N 1. P. 1—264.
Umezaki I., Watanabe M. Enumeration of the *Cyanophyta* (blue-green algae) of Japan 1. *Chroococcales* and *Oscillatoriales* // Jpn. J. Phycol. 1994. Vol. 42. N 2. P. 175—219.
Virieux J. Recherches sur le plancton des lacs du Jura central // Ann. Biol. Lacustre. 1916. T. 8. P. 5—192.
West W., West G. S. On the periodicity of the phytoplankton of some British lakes // J. Linn. Soc. Bot. 1912. Vol. 40. P. 395—432.
Wislouch S. M. Przyczynek do biologyi solnisk i genezy szlamow leczniczych na Krymie // Acta Soc. Bot. Poloniae. 1924. T. 2. N 2. P. 99—129.
Wittrock V. B., Nordstedt O. Algae aquae dulcis exsiccatae... Upsaliae, 1879. Fasc. 6; Lundae, 1880. Fasc. 8; Holmiae, 1883. Fasc. 12; Stockholmiae, 1884. Fasc. 14; 1889. Fasc. 18; 1893. Fasc. 23, 25; 1896, Fasc. 28; Lundae, 1903. Fasc. 32.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 11 V 1999

SUMMARY

In total, 37 species of *Cyanophyta* are listed. One new name and status are given: *Aphanocapsa fremyi* nom. et stat. nov. (= *A. endolithica* Ercegović var. *marina* Frémy 1934; *Microcystis anodontae* (Hansg.) Elenk. var. *marina* (Frémy) Kossinskaja 1948). The data on the flora of the north-western part of the Sea of Japan (except the Peter the Great Bay), Okhotsk Sea, Kuril Islands and Little Kuril Islands are reported for the first time. Annotation for each species includes data on its ecology, occurrence, abundance and distribution in the area. Synonymy and systematic notes are given for some species.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 502.75 : 582.4

© Т. И. Варлыгина, Л. В. Денисова, Р. В. Камелин,
С. В. Никитина, В. С. Новиков

СПИСОК СЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ ДЛЯ КРАСНОЙ КНИГИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ (ПРОЕКТ)

T. I. VARLYGINA, L. V. DENISOVA, R. V. KAMELIN, S. V. NIKITINA, V. S. NOVIKOV.
LIST OF THE SEED PLANTS FOR THE RED DATA BOOK OF RUSSIA (A DRAFT)

Для широкого обсуждения специалистами ботаниками предложен Список видов покрытосеменных и голосеменных растений, рекомендуемых для Красной книги РФ.

Ключевые слова: Красная книга, голосеменные, покрытосеменные.

В связи с подготовкой издания Красной книги Российской Федерации Секция экспертов по семенным растениям Комиссии по редким и находящимся под угрозой исчезновения животным, растениям и грибам при Госкомэкологии России составила (при участии специалистов из различных регионов России) публикуемый ниже проект перечня таксонов покрытосеменных и голосеменных растений, рекомендуемых к занесению в Красную книгу Российской Федерации. Цель данной публикации — широкое обсуждение списка по его составу и категориям охраны.

Основу Перечня составляет список видов растений, занесенных в «Красную книгу РСФСР» (М.: Росагропромиздат, 1988. 590 с.).

Полные латинские названия растений приведены в основном по сводке: С. К. Черепанов. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Для каждого вида указана категория состояния вида: 0 (Ex) — по-видимому, исчезнувшие виды; 1 (E) — виды, находящиеся под угрозой исчезновения; 2 (V) — сокращающиеся в численности (уязвимые) виды; 3 (R) — редкие виды; 4 (I) — виды с неопределенным статусом. Кроме того, в отличие от предыдущего издания введена категория CT — коммерческие виды (соответствует аналогичной категории Международного совета охраны природы). Следует подчеркнуть, что к настоящему времени некоторые категории (например, редкие виды — R) в зарубежных изданиях разбиты на несколько более конкретных. Возможность использования такого опыта также требует обсуждения.

В качестве приложения к Красной книге предлагаем дать перечень видов-кандидатов в Книгу, нуждающихся в особом внимании специалистов в связи с неясностью их статуса по разным причинам (например, систематического положения, интенсивности ресурсной эксплуатации, достаточности существующей формы охраны и пр.).

Список состоит из трех частей: I — список видов растений, занесенных в «Красную книгу РСФСР» (1988), которые эксперты секции сосудистых растений рекомендуют оставить в следующем издании (435 видов из 451); II — список растений, занесенных в «Красную книгу РСФСР» (1988), которые экспертами рекомендовано не включать в Красную книгу Российской Федерации (16 видов); III — список растений, которые предложены разными авторами для дополнительного включения в новое издание. В каждой из частей списка названия растений расположены в алфавитном порядке семейств, внутри них — родов и видов.

СПИСОК (проект)

покрытосеменных и голосеменных видов растений, рекомендуемых к занесению в Красную книгу Российской Федерации.

I. ВИДЫ, ЗАНЕСЕННЫЕ В «КРАСНУЮ КНИГУ РСФСР» (1988) И РЕКОМЕНДОВАННЫЕ В КРАСНУЮ КНИГУ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

Виды, для которых предложено изменить категорию, отмечены одной звездочкой (*). Виды, отмеченные двумя звездочками (**), предложены к исключению из списка (в том числе виды, широко распространенные в культуре) некоторыми специалистами. Это не совпадает с решением секции, поэтому пока они оставлены в первом списке. У видов под номерами 362, 385 и 395 к охране предложены только природные популяции.

ОТДЕЛ — *ANGIOSPERMAE*

Aceraceae

1. *Acer japonicum* Thunb. 1

Alismataceae

2. *Alisma wahlenbergii* (Holmb.) Juz. 1
3. *Caldesia parnassifolia* (L.) Parl. 1

Alliaceae

4. *Allium altaicum* Pall. 3
5. *A. bellulum* Prokh. 3
6. *A. grande* Lipsky 2
7. *A. gunibicum* Miscz. ex Grossh. 3
8. *A. paradoxum* (Bieb.) G. Don fil. 2
9. *A. pumilum* Vved. 3
10. *A. regelianum* A. Beck. 1
11. *Calloscordum neriniflorum* Herb. 3
12. *Nectaroscordum tripedale* (Trautv.) Grossh. 2

Amaryllidaceae

13. *Galanthus angustifolius* G. Koss 2
14. *G. bortkewitschianus* G. Koss 1
15. *G. caucasicus* (Baker) Grossh. 2
16. *G. lagodechianus* Kem.-Nath. 3
17. *G. platyphyllus* Traub et Moldenke 3
18. *G. woronowii* Losinsk. 3
19. *Leucojum aestivum* L. 3
20. *Pancratium maritimum* L. 2
21. *Sternbergia colhiciflora* Waldst. et Kit. 1

Apiaceae (Umbelliferae)

22. *Bupleurum martjanovii* Kryl. 3
23. *B. rischawii* Albov 3
24. *Eriosynaphe longifolia* (Fisch. ex Spreng.) DC. 2
25. *Halosciastrum melanotilingia* (Boissieu) M. Pimen. et V. Tichomirov 3
26. *Magadania olaensis* (Gorovoi et N. S. Pavlova) M. Pimen. et Lavrova 3
27. *Mandenovia komarovii* (Manden.) Alava 2
28. *Prangos trifida* (Mill.) Herrnst. et Heyn 0

Aquifoliaceae

29. *Ilex sugerokii* Maxim. 3

Araliaceae

*30. *Aralia continentalis* Kitag. с 3 на СТ
*31. *A. cordata* Thunb. с 4 на СТ
*32. *Hedera pastuchowii* Woronow с 3 на СТ
*33. *Kalopanax septemlobus* (Thunb.) Koidz. с 3 на СТ
34. *Oplopanax elatus* (Nakai) Nakai 2
35. *Panax ginseng* C. A. Mey. 1

Aristolochiaceae

36. *Aristolochia manshuriensis* Kom. 1

Asparagaceae

37. *Asparagus brachyphyllus* Turcz. 3

Asphodelaceae

38. *Asphodeline taurica* (Pall. ex Bieb.) Endl. 3
39. *A. tenuior* (Bieb.) Ledeb. 2
40. *Eremurus inderiensis* (Stev.) Regel 0
41. *E. spectabilis* Bieb. 2

Asteraceae

42. *Amphoricarpos elegans* Albov 2
43. *Anthemis trotzkiana* Claus 2
44. *Arnica fennoscandica* Jurtz. 3
45. *Artemisia hololeuca* Bieb. ex Bess. 2
46. *A. salsoloides* Willd. 3
47. *A. senjavinensis* Bess. 3
48. *Brachanthemum baranovii* (Krasch. et Poljak.) Krasch. 2
49. *Cancrinia krasnoborovii* V. Khan. 3
50. *Centaurea dubjanskyi* Iljin 1
51. *C. pineticola* Iljin 1
52. *C. taliewii* Kleop. 2
53. *Cladochaeta candidissima* (Bieb.) DC. 3
54. *Dendranthema sinuatum* (Ledeb.) Tzvel. 2
55. *Erigeron compositus* Pursh 3
56. *Jurinea cretacea* Bunge 3
57. *Saussurea ceterachifolia* Lipsch. 3
58. *S. dorogostaiskii* Palib. 2
59. *S. jadrinzevii* Krylov 1
60. *S. sovietica* Kom. 3
61. *Serratula tanaitica* P. Smirn. 1

*62. *Tanacetum akinfiewii* (Alexeenko) Tzvel. с 3 на 1
*63. *Taraxacum leucoglossum* Brenn. с 3 на 2
64. *Tridactylina kirilowii* (Turcz.) Sch. Bip. 3

Berberidaceae

65. *Diphylleia grayi* Fr. Schmidt 3
66. *Epimedium colchicum* (Boiss.) Trautv. 3
67. *E. macrosepalum* Stearn 3
68. *Gymnospermium altaicum* (Pall.) Spach 3

Betulaceae

69. *Betula maximowicziana* Regel 1
70. *B. raddeana* Trautv. 3
71. *B. schmidtii* Regel 3
72. *Corylus colurna* L. 2
73. *Ostrya carpinifolia* Scop. 2

Boraginaceae

74. *Eritrichium uralense* Serg. 1
75. *Mertensia serrulata* (Turcz.) DC. 3
76. *Myosotis czekanowskii* (Trautv.) R. Kam. et V. Tichomirov 3
77. *Onosma polyphylla* Ledeb. 3

Brassicaceae (Cruciferae)

78. *Arabidopsis tschuktschorum* (Jurtz.) Jurtz. 3
79. *Borodinia tilingii* (Regel) Berckutenko 3
80. *Cardamine purpurea* Cham. et Schlecht. 3
81. *C. sphenophylla* Jurtz. 3
82. *Crambe cordifolia* Stev. 2
83. *C. koktebelica* (Junge) N. Busch 2
84. *C. litwinowii* K. Gross 3
85. *C. steveniana* Rupr. 3
86. *Didymophysa aucheri* Boiss. 3
87. *Draba insularis* Pissjauk. 3
88. *Eutrema cordifolium* Turcz. ex Ledeb. 3
*89. *Lepidium meyeri* Claus с 3 на 2
90. *Macropodium pterospermum* Fr. Schmidt 3
91. *Matthiola fragrans* Bunge 3
92. *Megadenia bardunovii* M. Pop. 0
93. *M. speluncarum* Vorobiev, Worosch. et Gorovoi 3
94. *Pseudovesicaria digitata* (C. A. Mey.) Rupr. 3
95. *Redowskia sophiifolia* Cham. et Schlecht. 1
96. *Smelowskia inopinata* (Kom.) Kom. 3
97. *Stevenia sergievskajae* (Krasnob.) R. Kam et Gubanov 2

Buxaceae

98. *Buxus colchica* Pojark. 2

Cabombaceae

99. *Brasenia schreberi* J. F. Gmel. 1

Campanulaceae

100. *Adenophora jacutica* Fed. 3
101. *Campanula ardonensis* Rupr. 2
102. *C. autraniana* Albov 2
103. *C. besenginica* Fomin 3
104. *C. komarovii* Maleev 2
105. *C. kryophila* Rupr. 3
106. *C. ossetica* Bieb. 2
107. *Muehlenbergella owerinianus* (Rupr.) Feer 1

Caprifoliaceae

108. *Lonicera etrusca* Santi 2
109. *L. tolmatchevii* Pojark. 2

Caryophyllaceae

110. *Dianthus acantholimonoides* Schischk. 3
111. *Gastrolychnis soczaviana* (Schischk.) Tolm. et Kozhanczikov 3
112. *Gypsophila uralensis* Less. subsp. *pinegensis* (Perf.) R. Kam. 3
113.. *Mesostemma martjanovii* (Kryl.) Ikonn. 3
114. *Minaurtia helmii* (Fisch. et Ser.) Schischk. 3
115. *M. krascheninnikovii* Schischk. 3
116. *Silene akinfievii* Schmalh. 3
117. *S. cretacea* Fisch. ex Spreng. 3
118. *S. hellmannii* Claus 3
*119. *S. rupestris* L. с 3 на 2

Celastraceae

120. *Euonymus nana* Bieb. 1

Chenopodiaceae

121. *Beta corolliflora* Zosimovič ex Buttler 4
**122.. *Krascheninnikovia lenensis* (Kumin.) Tzvel. 2

Chloranthaceae

123. *Chloranthus serratus* (Thunb.) Roem. et Schult. 1

Cistaceae

124. *Helianthemum arcticum* (Grosser) Janch. 3

Cornaceae

125. *Bothrocaryum controversum* (Hemsl. ex Prain) Pojark. 3

Cyperaceae

126. *Carex davalliana* Smith 1
127. *C. erythrobasis* Levl. et Vaniot 3
128. *C. incisa* Boott 3
129. *C. insaniae* Koidz. 3
130. *C. japonica* Thunb. 3
*131. *Cladium mariscus* (L.) Pohl с 3 на 1
*132. *Eleocharis margaritacea* (Hult.) Miyabe et Kudo с 2 на 3
*133. *E. tetraquetra* Ness с 3 на 1
134. *Fimbristylis ochotensis* (Meinsh.) Kom. 3
135. *Rhynchospora fusca* (L.) Ait. fil. 3

Daphniphyllaceae

136. *Daphniphyllum humile* Maxim. ex Franch. et Savat. 2

Dioscoreaceae

137. *Dioscorea caucasica* Lipsky 1
138. *D. nipponica* Makino 3

Dipsacaceae

139. *Cephalaria litvinovii* Bobr. 2
140. *Scabiosa olgae* Albov 2

Droseraceae

141. *Aldrovanda vesiculosa* L. 3

Ebenaceae

**142. *Diospyros lotus* L. 3

Ericaceae

143. *Rhododendron fauriei* Franch. 3
144. *R. schlippenbachii* Maxim. 2
145. *R. tschonoskii* Maxim. 3

Eriocaulaceae

146. *Eriocaulon komarovii* Tzvel. 1

Euphorbiaceae

147. *Euphorbia aristata* Schmalh. 2
148. *E. zhiguliensis* Prokh. 3
149. *Leptopus colhicus* (Fisch. et C. A. Mey. ex Boiss.) Pojark. 2

Fabaceae (Leguminosae)

150. *Anthyllis kuzenevae* Juz. 0
151. *Astracantha arnacantha* (Bieb.) Podlech 2
152. *Astragalus aksaicus* Schischk. 3
153. *A. clerceanus* Iljin et Krasch. 2
154. *A. fissuralis* Alexeenko 3
155. *A. igoschinae* R. Kam. et Jurtz. 3
156. *A. karakugensis* Bunge 3
157. *A. kungurensis* Boriss. 1
158. *A. luxurians* Bunge 1
159. *A. olchonensis* Gontsch. 3
160. *A. tanaiticus* C. Koch 2
161. *A. zingeri* Korsh. 2
162. *Calophaca wolgarica* (L. fil.) DC. 2
163. *Cicer minutum* Boiss. et Hohen. 2
164. *Eremosparton aphyllum* (Pall.) Fisch. et C. A. Mey. 2
165. *Genista albida* Willd. 3
166. *G. humifusa* L. 3
167. *G. suanica* Schischk. 3
168. *G. tanaitica* P. Smirn. 3
*169. *Glycyrrhiza korshinskyi* Grig. с 3 на СТ
170. *Gueldenstaedtia monophylla* Fisch. 3
171. *Hedysarum americanum* (Michx.) Britt. 3
172. *H. candidum* Bieb. 2
173. *H. cretaceum* Fisch. 3
174. *H. daghestanicum* Rupr. ex Boiss. 3
175. *H. grandiflorum* Pall. 3
176. *H. minussinense* B. Fedtsch. 3
177. *H. razoumovianum* Fisch. et Helm 1
178. *H. ucrainicum* Kaschm. 3
179. *H. ussuriense* I. Schischk. et Kom. 2
180. *H. zundukii* Peschkova 3
181. *Lathyrus litvinovii* Iljin 3
182. *L. venetus* (Mill.) Wohlf. 3
183. *Lespedeza cyrtobotrya* Miq. 3
184. *L. tomentosa* (Thunb.) Maxim. 3
185. *Medicago cancellata* Bieb. 2
186. *Oxytropis acanthacea* Jurtz. 3
187. *O. alpestris* Schischk. 1
188. *O. dubia* Turcz. 0
189. *O. glandulosa* Turcz. 3
190. *O. includens* Basil. 3
191. *O. kamtschatica* Hult. 3
192. *O. lanuginosa* Kom. 3
193. *O. nitens* Turcz. 3
194. *O. nivea* Bunge 3
195. *O. physocarpa* Ledeb. 3
196. *O. todomoshiriensis* Miyabe et Miyake 2
197. *O. trichophysa* Bunge 3
198. *O. triphylla* (Pall.) Pers. 3
199. *O. tschujae* Bunge 3
200. *Podocarpium oldhami* (Oliv.) Y. C. Yang et P. H. Huang 1
201. *Pueraria lobata* (Willd.) Ohwi 3
202. *Vavilovia formosa* (Stev.) Fed. 2
203. *Vicia hololasia* Woronow 3

Fagaceae

204. *Quercus dentata* Thunb. 3

Fumariaceae

205. *Adlumia asiatica* Ohwi 2
206. *Corydalis bungeana* Turcz. 3
207. *C. tarkiensis* Prokh. 3

Gentianaceae

208. *Gentiana lagodechiana* (Kusn.) Grossh. 3
209. *G. paradoxa* Albov 2
210. *Swertia baicalensis* M. Pop. ex Pissjauk. 3
211. *S. perennis* L. 1

Geraniaceae

212. *Erodium stevenii* Bieb. 3
213. *E. tataricum* Willd. 3

Globulariaceae

214. *Globularia punctata* Lapeyr. 2
215. *G. trichosantha* Fisch. et C. A. Mey. 2

Grossulariaceae

216. *Ribes ussuriense* Jancz. 4

Hyacinthaceae

217. *Bellevalia sarmatica* (Georgi) Woronow 2
218. *Pseudomuscari coeruleum* (Losinsk.) Garbari 3
219. *Muscari dolichanthum* Woronow et Tron 3
20. *Scilla scilloides* (Lindl.) Druce 0

Hydrangeaceae

221. *Deutzia glabrata* Kom. 2

222. *Schizophragma hydrangeoides* Siebold et Zucc. 1

Iridaceae

223. *Belamcanda chinensis* (L.) DC. 1
224. *Crocus speciosus* Bieb. 2
225. *C. tauricus* (Trautv.) Puring 4
226. *C. vallicola* Herb. 2
227. *Gladiolus palustris* Gaudin 0
228. *Iris acutiloba* C. A. Mey. 1
229. *I. ensata* Thunb. 3
230. *I. humilis* Georgi (*I. mandshurica* Maxim). 1
231. *I. ludwigii* Maxim. 2
232. *I. notha* Bieb. 2
233. *I. scariosa* Willd. ex Link 2
234. *I. tigridia* Bunge 3
235. *I. timofejewii* Woronow 2
236. *I. ventricosa* Pall. 3

Juglandaceae

237. *Juglans ailanthifolia* Carr. 3
238. *Pterocarya pterocarpa* (Michx.) Kunth ex I. Iljinsk. 1

Lamiaceae (Labiatae)

239. *Hyssopus cretaceus* Dubjan. 3
240. *Thymus cimicinus* Blum ex Ledeb. 2
241. *T. pulchellus* C. A. Mey. 2

Liliaceae

242. *Cardiocrinum cordatum* (Thunb.) Makino 2
243. *Erythronium caucasicum* Woronow 3
244. *E. japonicum* Decne. 3
245. *E. sibiricum* (Fisch. et C. A. Mey.) Kryl. 2
246. *Fritillaria caucasica* Adams 3
247. *F. dagana* Turcz. ex Trautv. 3
248. *F. ruthenica* Wikstr. 3
249. *F. ussuriensis* Maxim. 3
250. *Lilium callosum* Siebold et Zucc. 3
251. *L. caucasicum* (Miscz. ex Grossh.) Grossh. 2
252. *L. cernuum* Kom. 3
253. *L. kesselringianum* Miscz. 2
254. *L. lancifolium* Thunb. 3
255. *L. pseudotigrinum* Carr. 3
256. *Tulipa gesneriana* L. (*T. schrenkii* Regel) 2
257. *T. lipskyi* Grossh. 3

Limoniaceae

258. *Armeria vulgaris* Willd. 3
259. *Limoniopsis owerinii* (Boiss.) Lincz. 3

Lobeliaceae

260. *Lobelia dortmanna* L. 3

Magnoliaceae

261. *Magnolia hypoleuca* Siebold. et Zucc. 1

Melanthiaceae (Colchicaceae)

262. *Bulbocodium versicolor* (Ker-Gawl.) Spreng. 2
263. *Colchicum laetum* Stev. 3
*264. *C. speciosum* Stev. с 3 на СТ
*265. *C. umbrosum* Stev. с 3 на СТ

Menyanthaceae

266. *Nymphoides coreana* (Levl.) Hara 1

Moraceae

267. *Ficus carica* L. 3

Myricaceae

*268. *Myrica gale* L. с 2 на 3

Najadaceae

269. *Caulinia tenuissima* (A. Br. ex Magnus) Tzvel. 1

Nelumbonaceae

270. *Nelumbo nucifera* Gaertn. 3

Nymphaeaceae

271. *Euryale ferox* Salisb. 1
272. *Nuphar japonica* DC. 1

Orchidaceae

273. *Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich. 3
274. *Calypso bulbosa* (L.) Oakes 3
275. *Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce 3
276. *C. longibracteata* Blume 3
277. *C. longifolia* (L.) Fritsch 3
278. *C. rubra* (L.) Rich. 3
279. *Cypripedium calceolus* L. 3
280. *C. macranthon* Sw. 3
281. *Dactylorhiza amblyoloba* (Nevski) Aver. 3
*282. *D. longifolia* (L. Neum.) Aver. с 2 на 3
283. *D. majalis* (Reichenb.) P. F. Hunt et Summerhayes 3
284. *D. sambucina* (L.) Soó 1
285. *D. traunsteineri* (Saut.) Soó s. l. 2
286. *Eleorchis japonica* (A. Gray) F. Maek. 2
*287. *Epipogium aphyllum* Sw. с 4 на 1
288. *Gastrodia elata* Blume 3
289. *Himantoglossum caprinum* (Bieb.) C. Koch 1
290. *H. formosum* (Stev.) C. Koch 1
291. *Limodorum abortivum* (L.) Sw. 3
292. *Liparis loeselii* (L.) Rich. 3
293. *Myrmechis japonica* (Reichenb. fil.) Rolfe 2
294. *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter 3
295. *Ophrys apifera* Huds. 1
296. *O. caucasica* Woronow ex Grossh. 2
297. *O. insectifera* L. 2
298. *O. oestrifera* Bieb. 2
299. *Orchis coriophora* L. s. l. 2
300. *O. mascula* (L.) L. 3
301. *O. militaris* L. 3
302. *O. morio* L. 1
303. *O. pallens* L. 1
304. *O. palustris* Jacq. s. l. 1

305. *O. picta* Loisel. 3
306. *O. provincialis* Balb. ex DC. 1
307. *O. punctulata* Stev. et Lindl. 3
308. *O. purpurea* Huds. 3
309. *O. simia* Lam. 3
310. *O. tridentata* Scop. 3
311. *O. ustulata* L. 2
312. *Pogonia japonica* Reichenb. fil. 3
313. *Serapias vomeracea* (Burm. fil.) Briq. 3
314. *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. 3
315. *Steveniella satyrioides* (Stev.) Schlechter 1
316. *Traunsteinera globosa* (L.) Reichenb. 3

Orobanchaceae

317. *Mannagettaea hummelii* H. Smith 3

Paeoniaceae

318. *Paeonia caucasica* (Schipcz.) Schipcz. 3
319. *P. hybrida* Pall. 3
320. *P. lactiflora* Pall. 4
321. *P. obovata* Maxim. 3
322. *P. oreogeton* S. Moore 2
323. *P. tenuifolia* L. 3
324. *P. wittmanniana* Hartwiss ex Lindl. 1

Papaveraceae

*325. *Glaucium flavum* Crantz с 3 на СТ
326. *Papaver bracteatum* Lindl. 1
327. *P. lapponicum* (Tolm.) Nordh. 3
328. *P. lisae* N. Busch 3
329. *P. walpolei* A. Pors. 3

Poaceae (Gramineae)

330. *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidel 1
331. *Deschampsia turczaninowii* Litv. 2
323. *Diandrochloa diarrhena* (Schult. et Schult. fil.) A. N. Henry 2
333. *Dimeria neglecta* Tzvel. 1
334. *Elytrigia stipifolia* (Czern. ex Nevski) Nevski 2
335. *Festuca bargusinensis* Malysch. 1
336. *F. sommieri* Litardieri 3
**337. *Hordelymus europaeus* (L.) Harz 2
338. *Koeleria karavajevii* Govor. 3
339. *K. sclerophylla* P. Smirn. 2
340. *Poa radula* Franch. et Savat. 3
341. *Psathyrostachys daghestanica* (Alexeenko) Nevski 2
342. *P. rupestris* (Alexeenko) Nevski 2
343.. *Secale kuprijanovii* Grossh. 2
344. *Stipa consanguinea* Trin. et Rupr. 1
345. *S. dasyphylla* (Lindem.) Trautv. 2
*346. *S. pennata* L. s. str. с 2 на 3
347. *S. pulcherrima* C. Koch 2
348. *S. syreistschikowii* P. Smirn. 1
349. *S. zalesskii* Wilensky 2
350. *Tripogon chinensis* (Franch.) Hack. 2
351. *Zingeria biebersteiniana* (Claus) P. Smirn. 2

Polygonaceae

353. *Aconogonon alascanum* (Small) Soják 3
353. *A. amgense* (V. Michaleva et V. Perfiljeva) Tzvel. 3
*354. *Rheum compactum* L. с 3 на СТ

Primulaceae

355. *Androsace koso-poljanskii* Ovcz. 3
356. *Cyclamen coum* Mill. subsp. *caucasicum* (C. Koch) O. Schwarz 2
357. *Primula beringensis* (A. Pors.) Jurtz. 3
358. *P. darialica* Rupr. 3
359. *P. juliae* Kusn. 2
360. *P. renifolia* Volgun. 3
361. *Sredinskya grandis* (Trautv.) Fed. 3

Punicaceae

**362. *Punica granatum* L. 2

Ranunculaceae

363. *Aconitum biflorum* Fisch. ex DC. 3
364. *A. decipiens* Worosch. et Anfalov 2
365. *A. flerovii* Steinb. 2
366. *A. pascoi* Worosch. 3
367. *A. sajanense* Kumin. 2
368. *A. tanguticum* (Maxim.) Stapf 1
369. *Anemonoides blanda* (Schott et Kotschy) Holub 3
370. *A. uralensis* (DC.) Holub 1
371. *Arsenjevia baikalensis* (Turcz. ex Ledeb.) Starodub. 3
373. *Beckwithia glacialis* (L.) A. et D. Löve 3
373. *Delphinium puniceum* Pall. 2
374. *D. ukokense* Serg. 3
375. *D. uralense* Nevski 1
376. *Miyakea intergrifolia* Miyabe et Tatew. 1
377. *Pulsatilla pratensis* (L.) Mill. s. l. 3
*378. *P. vernalis* (L.) Mill с 3 на 1
379. *P. vulgaris* Mill. 1
380. *Ranunculus sajanensis* M. Pop. 3

Rosaceae

381. *Amygdalus pedunculata* Pall. 3
382. *Armeniaca mandshurica* (Maxim.) Skvorts. 3
383. *Cotoneaster alaunicus* Golits. 3
384. *C. cinnabarinus* Juz. 3
**385. *C. lucidus* Schlecht. 3
386. *Exochorda serratifolia* S. Moore 1
387. *Potentilla beringensis* Jurtz. 1
388. *P. eversmanniana* Fisch. ex Ledeb. 2
389. *P. volgarica* Juz. 0
390. *Prinsepia sinensis* (Oliv.) Bean 2
391. *Sanguisorba magnifica* I. Schischk. et Kom. 1
393. *Sorbaria rhoifolia* Kom. 3
393. ×*Sorbocotoneaster pozdnjakovii* Pojark. 3

Ruscaceae

394. *Ruscus colchicus* P. F. Yeo 1

Salicaceae

**395. *Populus balsamifera* L. 3
396. *Salix darpirensis* Jurtz. et A. Khokhr. 3

Saxifragaceae

397. *Chrysosplenium dezhnevii* (Jurtz.) Charkev. 3
398. *Saxifraga columnaris* Schmalh. 3
399. *S. dinnikii* Schmalh. 3
400. *S. korshinskii* Kom. 3
401. *S. lactea* Turcz. 3

Scrophulariaceae

402. *Castilleja arctica* Kryl. et Serg. 3
403. *Cymbochasma borysthenica* (Pall. ex Schlecht.) Klok. et Zoz 4
404. *Scrophularia cretacea* Fisch. ex Spreng. 3
405. *Veronica bogosensis* Tumadzhanov 2
406. *V. filifolia* Lipsky 2
407. *V. sajanensis* Printz 3

Solanaceae

408. *Atropa bella-donna* L. 2

Staphyleaceae

409. *Staphylea colchica* Stev. 3
410. *S. pinnata* L. 3

Thymelaeaceae

411. *Daphne altaica* Pall. 2
412. *D. baksanica* Pobed. 1
413. *D. cneorum* L. 3
414. *Stelleropsis altaica* (Thieb.) Pobed. 3
415. *S. caucasica* Pobed. 1

Tiliaceae

416. *Tilia maximowicziana* Shirasawa 1

Trapaceae

417. *Trapa natans* L. s. 1. 2

Trapellaceae

418. *Trapella sinensis* Oliv. 3

Valerianaceae

419. *Valeriana ajanensis* (Regel et Til.) Kom. 3

Verbenaceae

420. *Caryopteris mongholica* Bunge 3

Viburnaceae

421. *Viburnum edule* (Michx.) Rafin. 3
422. *V. wrightii* Miq. 4

Violaceae

423. *Viola incisa* Turcz. 2

Vitaceae

424. *Ampelopsis japonica* (Thunb.) Makino 1
425. *Parthenocissus tricuspidata* (Siebold et Zucc.) Planch. 1

ОТДЕЛ — *GYMNOSPERMAE*

Cupressaceae

426. *Juniperus excelsa* Bieb. 2
427. *J. foetidissima* Willd. 2
428. *J. rigida* Siebold et Zucc. 2
429. *J. sargentii* (A. Henry) Takeda ex Koidz. 3
430. *Microbiota decussata* Kom. 2

Pinaceae

431. *Larix olgensis* A. Henry 2
432. *Pinus densiflora* Siebold ex Zucc. 2
433. *P. pityusa* Stev. 2

Taxaceae

434. *Taxus baccata* L. 2
435. *T. cuspidata* Siebold et Zucc. ex Endl. 3

II. ВИДЫ, ЗАНЕСЕННЫЕ В КРАСНУЮ КНИГУ РСФСР (1988), НО РЕКОМЕНДУЕМЫЕ К ИСКЛЮЧЕНИЮ ИЗ СЛЕДУЮЩЕГО ИЗДАНИЯ

ОТДЕЛ — *ANGIOSPERMAE*

Значком !) обозначены виды, против исключения которых из Списка есть возражения специалистов.

Apiaceae (Umbelliferae)

1. *Astrantia major* L.

Asteraceae

2. *Senecio aquaticus* Hill

Campanulaceae

3. *Campanula dolomitica* E. Busch

Caryophyllaceae

4. *Petrocoma hoefftiana* (Fisch.) Rupr.

Ceratophyllaceae

!)5. *Ceratophyllum tanaiticum* Sapjeg.

Colchicaceae

6. *Colchicum autumnale* L.

Cyperaceae

!)7. *Carex laxa* Wahlenb.
!)8. *C. livida* (Wahlenb.) Wiled.
9. *C. malyschevii* Egor.
!)10. *C. umbrosa* Host subsp. *umbrosa*
!)11. *Rhynchospora faberi* C. B. Clarke

Iridaceae

!)12. *Iris pumila* L. s. 1.

Liliaceae

13. *Ornithogalum arcuatum* Stev.

Papaveraceae

14. *Papaver orientale* L.

Rubiaceae

15. *Galium paradoxum* Maxim.

ОТДЕЛ — *GYMNOSPERMAE*

Pinaceae

16. *Pinus sylvestris* L. var. *cretacea*

III. СПИСОК ВИДОВ, РЕКОМЕНДУЕМЫХ К ЗАНЕСЕНИЮ В КРАСНУЮ КНИГУ РОССИИ ДОПОЛНИТЕЛЬНО

ОТДЕЛ — *ANGIOSPERMAE*

Apiaceae (Umbelliferae)

1. *Aegopodium latifolium* Turcz. 3
2. *Arafoe aromatica* M. Pimen. et Lavrova 3
3. *Bupleurum euphorbioides* Nakai 3
4. *Cervaria aegopodioides* (Boiss.) M. Pimen. 3
5. *Chaerophyllum borodinii* Albov 3
6. *Conioselinum jeholense* (Nakai et Kitag.) M. Pimen. 3
7. *Crithmum maritimum* L. 3
8. *Eryngium maritimum* L. 3
9. *Holandrea pschawica* (Boiss.) Reduron, Charpin et M. Pimen. 3
10. *Hydrocotyle ramiflora* Maxim. 3
11. *Laserpitium stevenii* Fisch. et Trautv. 3
12. *Rupiphila tachiroei* (Franch. et Sav.) M. Pimen. et Lavrova 3
13. *Tamamschjanella rubella* (E. Busch) M. Pimen. et Kljuykov 3

Araceae

14. *Arisema japonicum Blume* 3

Asteraceae

15. *Artemisia oelandica* (Bess.) Krasch. 3
16. *Stemmacantha carthamoides* (Willd.) M. Dittrich (*Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin) 2 или СТ
17. *Saussurea uralensis* Lipsch. 3
18. *Tragopogon cretaceus* S. Nikitin 2

Berberidaceae

19. *Epimedium koreanum* Nakai 3

Bignoniaceae

20. *Incarvillea sinensis* Lam. 1

Boraginaceae

21. *Cryptantha spiculifera* (Piper) Payson 3

Brassicaceae (Cruciferae)

22. *Cardamina trifida* (Poir.) B. M. G. Jones 3
23. *Clausia aprica* (Steph.) Korn.-Tr. 3
24. *Cohlearia danica* L. 3
25. *Crambe maritima* L. 3
26. *Hedinia czukotica* (Botsch. et Petrovsky) Jurtz., Korobk. et Balandin 3
27. *Microstigma sajanensis* Kuv. et Sonnikova 3
28. *Schiverekia podolica* (Bess.) Andrz. ex DC. 2
29. *Alyssoides ultriculata* (L.) Medik. 3
30. *Arabis fruticulosa* C. A. Mey. 3
31. *Barbarea grandiflora* N. Busch 3
32. *Dentaria sibirica* (O. E. Schulz) N. Busch 3
33. *Diptychocarpus strictus* (Fisch. ex Bieb.) Trautv. 3
34. *Erucastrum cretaceum* Kotov 3
35. *Erysimum babadagense* Prima 3
36. *E. callicarpum* Lipsky 3
37. *E. cretaceum* (Rupr.) Schmalh. 3
38. *E. sisymbriodes* C. A. Mey. 3
39. *E. ucranicum* J. Gay 3
40. *Eutrema integrifolium* (DC.) Bunge 3
41. *Galitzkya spathulata* (Steph.) V. Boczantzeva 3
42. *Isatis tinctoria* L. 3
43. *Leiospora exscapa* (C. A. Mey.) Dvorak. 3
44. *Lesquerella arctica* (Wormsk. ex Hornem) S. Wats. 3

45. *Rorippa dogadovae* Tzvel. 3
46. *Sameraria cardiocarpa* Trautv. 3
47. *Sisymbrium strictissimum* L. 3

Campanulaceae

48. *Campanula tschuktschorum* Jurtz. et Fed. 3

Caryophyllaceae

49. *Silene obscura* Worosch. 3
50. *S. olgae* (Maxim.) Rohrb. 3
51. *S. sachalinensis* Fr. Schmidt 3

Chenopodiaceae

52. *Suaeada arctica* Jurtz. et Petrovsky 3

Cleomaceae

53. *Cleome donetzica* Tzvel. 3

Commelinaceae

54. *Streptolirion volubile* Edgew. 3

Crassulaceae

55. *Orostachys paradoxa* (A. Khokhr. et Worosch.) Czer. 2
56. *Rhodiola rosea* L. 2 или СТ
57. *Sedum corymbosum* Grossh. 3
58. *Tillaea aquatica* L. 3

Cyperaceae

59. *Carex arenaria* L. 3
60. *Cyperus capitatus* Vand. 3
61. *Eleocharis parvula* (Roem. et Schult.) Bluff, Nees et Schauer 3

Droseraceae

62. *Drosera intermedia* Hayne 2

Euphorbiaceae

63. *Euphorbia macrorhiza* C. A. Mey. 2
64. *E. potaninii* Proch. 2
65. *E. rupestris* C. A. Mey. 2

Fabaceae (Leguminosae)

66. *Astragalus helmii* Fisch. var. *permiensis* (C. A. Mey. ex Rupr.) Korsh. 3
67. *Oxytropis suprajenissejensis* Kuv. et Sonnikova 3
68. *O. sverdrupii* Lynge 3
69. *Vicia tsydenii* Malyschev 3

Hydrangeaceae

70. *Hydrangea paniculata* Siebold 3
71. *H. petiolaris* Siebold et Zucc. 3

Hypericaceae

72. *Hypericum hyssopifolium* Chaix 3
73. *H. montbrettii* Spach 3

Iridaceae

74. *Iris aphylla* L. 2
75. *I. loczyi* Kanitz 1
76. *I. potaninii* Maxim. 2
77. *Iridodictyum reticulatum* (Bieb.) Rodionenko 2

Juncaceae

78. *Juncus ensifolius* Wikstr. 3

Lamiaceae (Labiatae)

79. *Ajuga pyramidalis* L. 1

Liliaceae

80. *Fritillaria meleagris* L. 2

Najadaceae

81. *Caulinia flexilis* Willd. 1

Orchidaceae

82. *Amitostigma kinoshitae* (Makino) Schlechter 3
83. *Cephalanthera erecta* (Thunb.) Blume 3
84. *Cremastra variabilis* Nakai 3
85. *Cypripedium yatabeanum* Makino 3
86. *Dactylostalyx ringens* Reichenb. fil. 3
87. *Ephippianthus sachalinensis* Reichenb. fil. 3
88. *Habenaria radiata* (Thunb.) Spreng 2
89. *H. yezoensis* Hara 2
90. *Liparis japonica* (Miq.) Maxim. 3
91. *L. krameri* Franch. et Savat. 3
92. *L. kumokiri* F. Maek. 3
93. *L. makinoana* Schlechter 3
94. *L. sachalinensis* Nakai 3
95. *Lysiella olygantha* (Turcz.) Nevski 3
96. *Neottia ussuriensis* (Kom. et Nevski) Soó 1
97. *Ponerorchis pauciflora* (Lindl.) Ohwi 3
98. *Platanthera camtschatica* (Cham. ex Schlecht.) Makino 3
99. *P. chorisiana* (Cham.) Reichenb. fil. 3
100. *P. ophrydioides* Fr. Schmidt 3
101. *P. sachalinensis* Fr. Schmidt 3
102. *Tulotis ussuriensis* (Regel et Maack) Hara 3

Peganaceae

103. *Peganum nigellastrum* Bunge 3

Plantaginaceae

104. *Littorella uniflora* (L.) Aschers. 1

Polygalaceae

105. *Polygala tatarinowii* Regel 2

Portulacaceae

106. *Claytoniella vassilievii* (Kuzen.) Jurtz. 3

Primulaceae

107. *Primula pinnata* M. Pop. et Fed. 3

Rhamnaceae

108. *Frangula grandiflora* (Fisch. et C. A. Mey.) Grub. 3

Rosaceae

109. *Cotoneaster scandinavicus* Hylos 3
110. *Potentilla anadyrensis* Juz. 3
111. *P. tollii* Trautv. 3
112. *P. wrangelii* Petrovsky 3

Salicaceae

113. *Salix gordejevii* Chang et A. Skvorts. 3

ОТДЕЛ — *GYMNOSPERMAE*

Cupressaceae

114. *Juniperus conferta* Parl. 3

Pinaceae

115. *Picea glehnii* (Fr. Schmidt) Mast. 3
116. *Pinus* × *funebris* Kom. 3

В настоящее время проект Списка разослан для рассмотрения в администрациях субъектов федерации.

Отзывы по предложенному списку следует направлять секретарю секции экспертов по семенным растениям Комиссии по адресу: 119899, Москва, Воробьевы горы, Ботанический сад МГУ, Варлыгиной Т. И. FAX: (095) 9392450, e-mail: botsad@glas.apc.org

Мы благодарны всем специалистам, принявшим участие в подготовке списков. Особую благодарность выражаем наиболее активным участникам: В. И. Дорофееву, Т. В. Егоровой, В. Б. Куваеву, М. Г. Пименову и Н. Н. Цвелеву.

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
Всероссийский научно-исследовательский институт охраны природы
Москва
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
E-mail: botsad@glas.apc.org

Получено 1 IX 1999

SUMMARY

The list of angiosperm and gymnosperm species for inclusion into the «Red Data Book of the Russian Federation» has been compiled by the Commission for Rare and Endangered Animals, Plants and Fungi of the Russian State Committee for Ecology. There are three sections in the list: 1) the species included in the first «Red Data Book of the RSFSR» (1988) and recommended for a new edition; 2) the species included in the first publication and not recommended for a new edition, and 3) the species absent in the first publication and recommended for the inclusion in «Red Data Book». The list is open for discussion among Russian botanists.



Е. М. Лавренко
1945 г.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47 + 57) : 58

ЕВГЕНИЙ МИХАЙЛОВИЧ ЛАВРЕНКО
(к 100-летию со дня рождения)

R. V. KAMELIN. EUGENIY MICHAILOVICH LAVRENKO (ON THE OCCASION OF HIS CENTENARY)

На рубеже нового тысячелетия мы отмечаем 100-летний юбилей выдающегося советского ученого — ботаника и ботанико-географа, крупного организатора ботанической науки, президента (а затем Почетного Президента) Всесоюзного ботанического общества, при котором Общество вступило в пору своего расцвета, академика Е. М. Лавренко.

Ровесник века, сын щедрой на таланты украинской земли, Е. М. Лавренко прожил долгую жизнь, большая часть которой была связана с великим Советским Союзом, с Россией. Заслуги его в развитии российской (советской) науки, прежде всего ботаники, исключительно велики, ученики его (и их ученики) и поныне работают в России и на Украине, в Казахстане, а также в Монголии и Китае.

Родился Е. М. Лавренко 23 февраля 1900 г. в Харьковской губернии в небольшом городе Чугуеве, гимназию окончил в 1918 г. в г. Харькове, там же окончил университет, который в 1920 и 1921 гг. назывался Харьковским институтом народного образования (затем еще реорганизовывался и только в 1932 г. был восстановлен как университет), а затем и аспирантуру этого института. Годы его становления как ученого (в согласии с ритмом развития страны в то время) были стремительны, уже в 1931 г. Е. М. Лавренко — профессор кафедры ботаники Харьковского сельскохозяйственного института, а с 1933 г. — еще и профессор кафедры морфологии и систематики растений Харьковского государственного университета (ХГУ). Это результат поразительных по интенсивности трудов! Еще студентом и аспирантом он постоянно работает на 2—3 должностях, зачастую занимаясь очень различной по содержанию работой, но при этом успевает писать немало научных статей и брошюр. К 1930 г. в его активе 62, а к 1935 г. — уже 81 научная работа, не считая рефератов и информационных заметок. В их числе первые очерки растительности Донбасса, Украины в целом, лесов Донецкого кряжа, типов степей Украины, болот Украины, немало и флористических заметок, работ по отдельным районам Украины, наконец, работы по истории флоры. Уже в этих работах Е. М. заявил о себе как о замечательном геоботанике — знатоке степей и болот, и наряду с этим — знатоке флоры Украины, оригинальном ботанико-географе. Поразительно и другое. Е. М. в эти годы профессионально работает как почвовед (недаром он считал себя в первую очередь учеником Г. Н. Высоцкого), а также как лесовед и агролесомелиоратор, торфмейстер (!) и, наконец, как один из первых в стране специалистов по охране природы (4 года он был штатным инспектором Харьковской краевой комиссии охраны памятников культуры и природы и, что немаловажно для его биографии, пережил разгром дела охраны природы и краеведения в 1929 г.).

Сейчас, когда мы знаем значительно более полно о многих деталях жизни общества и науки в то время, совершенно очевидно, сколь удачно сложилась судьба Е. М. Лавренко, когда в 1934 г. он перевелся из Харькова в Ленинград (окончательно переехал в 1935 г.), заняв поначалу лишь одну скромную должность старшего научного сотрудника Отдела геоботаники Ботанического института АН СССР (БИН).



Е. М. Лавренко. 1945 г.

Несомненно, что инициатором этого переезда был Б. А. Келлер, академик и тогдашний директор института. Келлер высоко ценил Е. М. как знатока степей, причем по духу близкого к работам самого Келлера как автора методических разработок по геоботаническим исследованиям, но он знал Е. М. и как одного из инициаторов перевода на украинский язык учебника Келлера «Ботаника», к которому Е. М. написал специальное дополнение «Систематика вкритонасінних» (1934). Конечно, переезд Е. М. в Ленинград спас его от возможных бед 1935—1938 гг., когда украинская интеллигенция была впервые подвергнута массовым репрессиям. А ведь профессор Лавренко был популярен у студентов, но был беспартийным, имел совместные публикации с эмигрантом—ботаником Г. И. Ширяевым в трудах Моравского общества естествоиспытателей; важнейшая работа Е. М. в эти годы «Центры сохранения третичных лесных реликтов между Карпатами и Алтаем» впервые была опубликована профессором Й. Подпéра там же (за 3 года до публикации в «Журнале РБО»). Более того, и мы это видим в публикуемых далее фрагментах воспоминаний самого Е. М., он был в добрых отношениях с чрезвычайно активным ботаником профессором А. А. Яната, да и с другими ботаниками, попавшими в первую волну репрессий. Какое же счастье, что уже с 1934 г. он служил в России, далеко от столицы Украины—Харькова!

Келлер не ошибся в Лавренко, и в Ленинграде Е. М. продолжал интенсивнейшую работу. В 1938 г. он стал заведующим Отделом геоботаники БИН АН СССР и одновременно профессором кафедры геоботаники Ленинградского государственного университета (ЛГУ), куда его пригласил В. Н. Сукачев. Итог первых 6 лет деятельности Е. М. Лавренко в Ленинграде — около 50 научных работ, среди которых блистательная монография «Степи СССР» (во 2-м томе уникальной и по сей день «Растительности СССР»; а в 1-м томе — еще и важная работа «История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений», прекрасно дополняющая раздел «История растительности СССР во время плейстоцена», написанный В. Н. Сукачевым); это и довоенные тома 1-го и 2-го изданий «Флоры УРСР», где Лавренко обработал немало групп, в том числе в обоих изданиях основную часть злаков, а также фактически был основным редактором; это и участие в организованных Б. А. Келлером и В. Н. Сукачевым методических пособиях «Программы для геоботанических исследований» и «Методика полевых геоботанических исследований». Наконец, это карты: прежде всего не имевшая в то время аналогов в мире «Карта растительности европейской части СССР (1 : 5 000 000)» — один из наиболее ярких научных экспонатов Академии наук на Всесоюзной сельскохозяйственной выставке 1939 г., а также карты из «Большого советского атласа мира». Коллективы создателей этих карт возглавлял именно Е. М. Тогда же начались работы по геоботаническому районированию СССР. Совершенно ясно, что уже в 40 лет Е. М. Лавренко стал в Ленинграде одним из ведущих геоботаников и ботанико-географов в СССР.

Всю эту работу прервала война. Е. М. встретил ее в Ленинграде, но вскоре с группой других геоботаников был привлечен к работам по геоботаническому обеспечению армии (исследование и дешифровка ландшафтов, в первую очередь болотных, на предмет проходимости для техники; обеспечение кормом конного транспорта и т. д.). Мы публикуем далее воспоминания А. М. Семеновой-Тян-Шанской о Е. М. Лавренко в пору этих работ. Конец войны Е. М. провел в Киргизии, где был одним из руководителей Южно-Киргизской комплексной биологической экспедиции АН СССР, в целом направленной на мобилизацию растительных ресурсов этой республики для нужд народного хозяйства. Вполне объяснимо, что в годы войны Е. М. печатался мало; по-настоящему оригинальны из статей лишь 2; «О провинци-



Е. М. Лавренко среди сотрудников отдела геоботаники. Ленинград, 14 июня 1941 г.

В г. Казани, 5 июня 1944 г.

Слева направо: сидят — В. И. Баранов, А. В. Калинина, Е. М. Лавренко, А. П. Ильинский, М. В. Марков; стоят в 1-м ряду — А. А. Гербих, А.[нтонина] А.[лександровна] Гербих, И. А. Ильинская, Е. П. Матвеева, Т. А. Морева, Г. В. Аркадьев, Б. А. Тихомиров, Л. А. Соколова; во 2-м ряду — Л. Н. Тюлина, Е. В. Шифферс.



Южно-Киргизская экспедиция. 1946 г.

альном расчленении Евразиатской степной области» (первая из большой серии публикаций Е. М. на эту тему) и «О флорогенетических элементах и центрах развития флоры Евразиатской степной области» (также по существу первый итог оригинальных исследований Е. М. по вероятным путям развития степной флоры, приведший его к нестандартным заключениям о преимущественно древнесредиземном генезисе основных групп степных эдификаторов). Но он много размышляет в это время о путях развития советской геоботаники и публикует 3 важные статьи по итогам работ за четверть века развития ее в новом государстве и по перспективам создания теоретической базы работ геоботаников. Одновременно он впервые обращается к идеям В. И. Вернадского, пишет заметки о творчестве В. Л. Комарова как ботаника-географа. Война подтолкнула многих зрелых ученых, в том числе и ботаников, находившихся в тылу и работавших с несравненно меньшей нагрузкой, чем до войны, к нередко совершенно неожиданным размышлениям о предметах, дорогих сердцу. Это произошло и с Е. М. Лавренко, который в последние годы войны опубликовал 2 работы по восприятию ландшафтов в пейзажном искусстве: «Ландшафты СССР в пейзажах П. Н. Староносова» и «Ландшафты в пейзажном искусстве старейших московских художников». Так вдруг выплеснулась (и была проанализирована умом) великая страсть Е. М. к живописи, ее глубокое знание и понимание творчества художников. Богатая коллекция живописи, собранная Е. М., ныне находится в г. Омске.

Еще в годы войны (и в период до 1947 г.) Е. М. Лавренко начал деятельно осмысливать личностный вклад ученых в нашу науку. На это были 2 причины: уходило поколение его учителей и старших сверстников и война уносила жизни совсем молодых, едва лишь успевших раскрыть свой талант ученых. Только за 1944—1947 гг. Е. М. публикует 13 персоналий, а в дальнейшем это станет постоянным делом его жизни, выполняемым неуклонно, невзирая на огромную занятость научным творчеством и общественным служением.

Наряду с тем в конце войны Е. М. активно работает как организатор коллектива и один из основных авторов не имевшей аналогов работы «Геоботаническое районирование СССР», увидевшей свет в 1947 г. Именно эта работа, постоянно и отчасти справедливо критикуемая, однако, впервые в полной мере показала разницу между любыми типами отображения реальной (или восстанавливаемой) растительности на геоботанических картах и районированием территории по растительному покрову, когда оно ведется с принципиально обоснованных и методически определенных



Конференция по истории флоры и растительности. 27 января 1948 г.
Слева направо: Д. И. Сосновский, Е. М. Лавренко, А. А. Гроссгейм, М. М. Ильин, Ан. А. Федоров.

позиций. Эта работа, естественно, тоже была учтена, когда в конце 1946 г. на выборах новых членов Академии наук Е. М. Лавренко был избран членом-корреспондентом АН СССР несомненно благодаря особым заботам В. Н. Сукачева (высоко ценившего Лавренко) и других членов Академии, представлявших БИН АН СССР.

Е. М. «почивать на лаврах» был органически неспособен и без промедления развернул новые работы — по карте растительности европейской части СССР (1 : 2 500 000) и по разработке программ изучения растительных сообществ в условиях стационаров (изучение эдификаторов сообществ и изучение подземных частей фитоценозов). Разработки эти (вместе с разработками теории биогеоценозов В. Н. Сукачева) оказались как нельзя кстати в 1948 г. Это был год не только печально известной сессии ВАСХНИЛ, но и год начала работ по так называемому «Сталинскому плану преобразования природы». На первом этапе этот план предусматривал широкое развитие работ по полезащитному лесоразведению, травопольным севооборотам и гидромелиорации. До сих пор неясно, кто же был инициатором этого постановления. Ясно лишь то, что это не было делом руководства ВАСХНИЛ или лично Т. Д. Лысенко. Но как бы то ни было, следует признать, что именно постановление Совета Министров СССР и ЦК ВКПб от 20.10.1948 г. спасло от прямого удара «лысенковщины» по крайней мере геоботаников, лесоведов и отчасти луговедов страны (причем несмотря на старания Т. Д. Лысенко внедриться в полезащитные работы со своими «гнездовыми посевами»). Е. М. Лавренко был одним из первых (вместе с В. Н. Сукачевым) биологов, кто правильно оценил ситуацию. Уже в ноябре 1948 г. он выступает с докладом на Годичной сессии ЛГУ, где говорит о задачах ботаников в связи с постановлением. Вслед за тем Академия наук СССР оперативно создает Комплексную экспедицию для работ по полезащитному лесоразведению. Так Е. М. Лавренко вступает в тот период своей жизни, когда он наиболее полно реализует себя как ученого и одновременно **организатора научных коллективов**, осознанно выполняющих практические работы, выдвигаемые народным хозяйством (и политикой руководства страны). Период этот охватил более 20 лет. Вслед за полезащитным лесоразведением, анализом опыта степного лесоразведения в прошлые годы столь же важную роль для развития геоботаники сыграли работы по строящимся гидроузлам и гидроэлектростанциям; по подготовке нулевого цикла для распашки целинных и залежных земель, а затем по снятию неизбежных (при авральном характере работ и «сверхплановых» заданиях) ошибок при распашке и эксплуатации посевных площадей; по научному обоснованию эксплуатации кормовых угодий в СССР и Монголии; по созданию различных обзорных геоботанических карт. Эти работы и сами по себе давали выдающиеся научные результаты: на стационарах все более и более тонко характеризовались растительные сообщества, развивалось подлинно биокомплексное изучение биогеоценозов в различных зонах Евразии, все

более полно понималась сложность организации растительного покрова. В эпопее «Советская геоботаника — на службе народного хозяйства» роль Е. М. Лавренко была исключительно велика. Именно он стоял во главе многих комплексных экспедиций, он (вместе с В. Б. Сочавой) возглавлял коллективы, создавшие и «Карту растительности европейской части СССР (1 : 2 500 000)» с пояснительным текстом, и «Геоботаническую карту СССР (1 : 4 000 000)» с двухтомным описанием «Растительного покрова СССР», а затем и серию карт для «Физико-географического атласа мира». В эти годы Е. М. публикует важные теоретические работы, часто опережающие идеи будущих карт и стационарных работ. Это разработки основ ботанико-географического районирования (преимущественно на примере Палеарктики), обсуждение проблем классификации высших таксонов растительности, типов вертикальной поясности растительности в горах СССР, изучение и классификация экобиоморф растений. В эти годы Е. М. развивает и идеи В. И. Вернадского о биосфере в отношении «области концентрации жизни», по Лавренко — фитогеосферы, несущей в себе «слой живого вещества» Вернадского (биострому по Лавренко). Он глубоко обосновывает выделение 6 уровней организации органического мира (и соответственно уровней его познания), особо выделяя ценотический и биостроматический уровни организации. В понятии фитогеосферы как особого биокосного образования он синтезирует идеи В. И. Вернадского с идеями В. Н. Сукачева, считая именно биогеоценозы в понимании В. Н. Сукачева элементарными единицами фитогеосферы. Принимая, что эти системы и являются в своем живом компоненте запасающими энергию Солнца, Е. М. далее обращается к одной небольшой, но важной публикации В. Л. Комарова, справедливо считавшего сутью и причиной процесса эволюции живого замедление энтропии энергии Солнца в живых системах. Е. М. считает, что именно в результате биологического круговорота веществ и энергии в конкретных биогеоценозах это замедление энтропии наиболее эффективно.

В 1962 г. Е. М. публикует также свою важнейшую монографию по аридной растительности Палеарктики «Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки». Вместе с его ставшими при жизни классическими работами по степям Евразии эта монография детально обосновывает его оригинальное



В. Б. Сочава и Е. М. Лавренко. Ленинград, 1951 г.



Северный склон Ваханского хребта близ Кзыл-Рабата. 1953 г.

разделение Палеарктики на области, а последующий цикл из 3 публикаций обосновывает также провинциальное разделение степной области Евразии и Афро-Азиатской пустынной области. Наряду с легендами к многочисленным картографическим произведениям и циклом статей в «Большой Советской Энциклопедии» по фитогеографическим областям и зонам Земли эта серия работ Е. М. Лавренко представляет собой одно из наиболее детально проработанных районирований в рамках целого континента, выполненное по комплексу признаков растительного покрова.

В эти годы Е. М. Лавренко много путешествует, причем почти всегда в результате путешествий публикует заметки по многим замечательным особенностям растительного покрова разных регионов Евразии — Восточных Альп, Кавказа, Центральной Азии, Внутреннего Китая.

В конце 1950-х гг. совместно с А. А. Корчагиным он начинает еще одно важное издание — многотомное руководство «Полевая геоботаника», которое в 1970-е гг. было успешно завершено (и в мировой литературе аналогов не имеет). В это же время вместе с рядом зоологов он участвует в восстановлении заповедного дела в СССР, создав первый после долгого перерыва перспективный план организации заповедников, обоснованный биогеографическими данными, а затем и разрабатывая инструкции по охране ботанических объектов, вкладывая в них весь свой опыт работы еще в 1920-е гг.

Столь весомая в научном сообществе и столь важная для практики деятельность Е. М. Лавренко не остается без признания со стороны ботаников огромной страны: в 1963 г. Е. М., сменив на этом посту В. Н. Сукачева, избирается Президентом Всесоюзного ботанического общества. С 1966 г. он возглавляет редколлегию Ботанического журнала. После кончины В. Н. Сукачева, Е. М. Лавренко в 1968 г. занимает его академическое кресло. В период с 1967 по 1975 г. Е. М. безоговорочно является самым авторитетным ботаником не только в СССР, но также и в Монголии (где его изберут иностранным членом Академии наук), а пожалуй, и в Китае, где еще в 1959 г. вышли в свет 2 тома его избранных работ на китайском языке. Но уже в это время Е. М. лучше многих понимает, сколь важно для поднятия авторитета ботанической науки в стране и за рубежом получить в Академии еще одно место

академика. Он прилагает все возможные усилия для этого и наконец в 1972 г. на это место избирается А. Л. Тахтаджян, которого Е. М. ценил самой высокой мерой и которого он уже выбрал своим преемником по Ботаническому обществу.

После столь важного в истории нашей ботаники события, как XII Международный ботанический конгресс в Ленинграде, активно участвовать в научном творческом процессе самому Е. М. было отпущено немного лет. Некоторое время Е. М. активно руководит Лабораторией географии и картографии растительности БИН АН СССР, где преимущественно работают его ученики. Создана еще одна «Карта растительности европейской части СССР (1 : 2 500 000)», концептуально новая, отражающая степень антропогенных изменений естественной растительности. В 1980 г. выходит фундаментальное новое описание растительности Восточной Европы — монография «Растительность европейской части СССР», где Е. М. был редактором, а также автором ряда разделов Е. М. еще смог написать несколько статей, среди которых большая статья о геоботаниках, ушедших из жизни во время Великой Отечественной войны; отредактировать ряд работ по Монголии (в том числе труды о пустынно-степном, лесостепном и степном стационарах); наконец, завершить вместе с учениками монографию «Степи Евразии», вышедшую в свет уже после кончины Е. М.

До 1975 г. он еще редактирует Ботанический журнал, но постепенно, одно за другим, академические дела он передает А. Л. Тахтаджяну, руководство Лабораторией — З. В. Карамышевой, а ряд дел — пишущему эти строки. Е. М. настигает тяжелая болезнь — он слепнет и слепнет неизлечимо. Для любого ученого, сохранившего светлый ум, обладающего огромным опытом, слепота — едва ли не самая страшная плата за интенсивную научную деятельность. Для полевого исследователя такая участь вдвойне горька. Счастье, что в конце жизни Е. М. Лавренко был окружен заботами спутницы его последнего десятилетия Т. К. Гордеевой, некоторых сотруд-



На XII МБК. Ленинград, 1975 г.

Е. М. Лавренко и Ю. Н. Нешатаев.

ниц Лаборатории растительности аридной зоны и Лаборатории географии и картографии растительности БИН АН СССР. Благодаря им он мог читать живо интересовавшие его работы, диктовать тексты. Были записаны его воспоминания о некоторых этапах своей жизни, фрагменты из которых мы представляем читателям Ботанического журнала. Знавшим Е. М. они напомнят его неповторимый облик, доброжелательную манеру общения, особую деликатность, всегдашнюю живую заинтересованность в работе и готовность помочь людям, а не знавшим Е. М. в жизни, может быть, смогут показать этого большого ученого как человека. В ту непростую эпоху, когда он жил, он успел сделать немало хорошего многим людям, в том числе и автору этих строк. Бóльшая часть его души еще живет с нами, и, будем надеяться, останется в следующих поколениях. Ушел из жизни Е. М. Лавренко 18 июля 1987 г.

Что было той самой важной особенностью, которая отличала личность Е. М. Лавренко в науке от большинства других выдающихся ботаников? По моему мнению, это даже не столь редкое единение творчества и общественного служения, а то, что Е. М. Лавренко, как никто другой, сумел сохранить в своих трудах и передать нескольким поколениям геоботаников великие традиции русской геоботаники в целом вне принадлежности к той или иной школе. Чтобы хранить эти традиции (и передавать их), необходимо очень многое. Надо выбрать вовремя своих учителей из числа создателей нового, а не из числа эпигонов; надо быть эрудитом и знать все самое важное в своей науке — до деталей, нюансов, но также знать все необходимое в смежных науках; надо самому, не порывая с традициями, постоянно творить новое; но необходимо и быть настоящим человеком, понимающим любую оригинально мыслящую, даже чуждую тебе по духу личность в науке и любого работающего человека, сколь бы мало он не сделал, и по возможности направлять их деятельность — ненавязчиво, но непреклонно. Таким и был Е. М. Лавренко, за то мы ему и благодарны.

© *Р. В. Камелин*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 27 X 1999

УДК 013 : 061.12 (47 + 57) : 58

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 2

СПИСОК РАБОТ Е. М. ЛАВРЕНКО, ОПУБЛИКОВАННЫХ С 1979 по 1992 г.[1]

T. I. KAZANTSEVA. LIST OF THE PUBLISHED WORKS OF E. M. LAVRENKO FOR 1979—1992

1979. Карта растительности Монгольской Народной Республики. М. 1 : 1 500 000. М.: ГУГК. 4 л. (Совместно с А. А. Юнатовым и Б. Дашнямом, при участии А. А. Гербиха.).

1980. Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л.: Наука. С. 10—20. (Совместно с Т. И. Исаченко).

Введение. О положении Булган-сомона в системе ботанико-географического районирования Монголии // Пустынные степи и северные пустыни МНР. Ч. 1. Природные условия (Булган-сомон). Л.: Наука. С. 7—13.

Основные итоги работы Совместной советско-монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР и АН МНР // Биологические ресурсы МНР, их использование и охрана. Улан-Батор. С. 4—6. (Совместно с В. Е. Соколовым и др.).

[1] Библиографию ранее опубликованных трудов Е. М. Лавренко см.: Бот. журн. 1970. Т. 55. № 5. С. 745—761 (по 1969 г.); Евгений Михайлович Лавренко: материалы к биобиблиографии ученых СССР. М., 1974. С. 37—87 (по 1973 г.); Бот. журн. 1980. Т. 65. № 3. С. 465—480 (с 1974 по 1979 г.).

Петрофитная растительность в лесостепи и степи (вне горных систем) // Растительность европейской части СССР. Л.: Наука. С. 281—285.

Петрофитная растительность в лесостепи и степи (вне горных систем) [карта]. М. 1 : 7 500 000 // Там же. Рис. VI (вкл.).

Пустынные полынно-дерновиннозлаковые степи // Там же. С. 246—249. (Совместно с Г. И. Билыком).

Пустыни и пустынные сообщества в степной области [карта]. М. 1 : 7 500 000 // Там же. Рис. VII (вкл.).

Роль Центральной Азии в развитии растительного покрова внетропической Евразии // Биологические ресурсы МНР, их использование и охрана. Улан-Батор. С. 6—9.

Средиземные пустыни // Растительность европейской части СССР. Л.: Наука. С. 298—299.

Степи // Там же. С. 203—242, 249—272.

Степи, ксерофитные редколесья, нагорноксерофитная растительность [карта]. М. 1 : 7 500 000 // Там же. Рис. V (вкл.).

Типчаково-ковыльные (бедноразнотравные) степи // Там же. С. 242—246. (Совместно с Г. И. Билыком).

1981. Географические элементы [брахантемово-реомюриевая с кустарниками остепненная пустыня] // Пустынные степи и северные пустыни Монгольской Народной Республики. Ч. 2. Стационарные исследования (Булган сомон). Л.: Наука. С. 40—41.

Географические элементы [холоднополынно-змеевково-ковыльковая с караганой пустынная степь] // Там же. С. 148—150.

К 50-летию Первой производственной конференции геоботаников и флористов (25 II—2 III 1931 г.) // Бот. журн. Т. 66. № 10. С. 1512—1517.

О растительности плейстоценовых перигляциальных степей СССР // Бот. журн. Т. 66. № 3. С. 313—327.

Памяти Зои Георгиевны Беспаловой (1922—1979) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 86. Вып. 5. С. 121—125. (Совместно с З. В. Карамышевой и др.).

Флористический состав перигляциальных степей позднего вюрма в СССР // Изв. АН СССР. Сер. биол. Т. 6. С. 863—872.

1982. Растительные сообщества и их классификация // Бот. журн. Т. 67. № 7. С. 572—580.

Советско-монгольская комплексная биологическая экспедиция (некоторые итоги и перспективы) // Вестн. АН СССР. № 1. С. 93—100. (Совместно с В. Е. Соколовым и П. Б. Виппером).

1984. Ботанико-географические и картографические исследования в МНР // Междунар. совещ. «Исследование природных ресурсов МНР»: Тез. докл. Братислава, ЧССР. С. 34—35. (Совместно с З. В. Карамышевой и др.).

Критический обзор флоры // Сухие степи МНР. Природные условия (сомон Унджул). Л.: Наука. С. 59—66. (Совместно с В. И. Грубовым).

К творческой биографии Сергея Юльевича Липшица (1905—1983) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 89. Вып. 3. С. 149—166.

Положение сухих степей в системе ботанико-географического районирования МНР // Сухие степи МНР. Природные условия (сомон Унджул). Л.: Наука. С. 6—10. (Совместно с Р. И. Никулиной).

[Рец.] А. В. Лапо. Следы былых биосфер. М.: Знание, 1979 // Журн. общ. биол. Т. 45. № 2. С. 278—279.

[Рец.] Т. А. Работнов. Фитоценология. 2-е изд. М.: Изд-во МГУ, 1983 // Бот. журн. Т. 69. № 11. С. 1572—1575.

[Рец.] А. В. Яблоков, С. А. Остроумов. Охрана живой природы: проблемы и перспективы. М.: Лесн. пром-сть, 1983 // Бот. журн. Т. 69. № 12. С. 1706—1710.

1985. Основные итоги работы Совместной советско-монгольской комплексной биологической экспедиции за 1970—1979 гг. // Тр. Ин-та ботаники АН МНР. № 7. С. 10—22. (Совместно с В. Е. Соколовым и др.).

1986. Ботанико-географические исследования в МНР // Природные условия и биологические ресурсы Монгольской Народной Республики: Тез. докл. Междунар. конф. М.: Наука. С. 55—56. (Совместно с Е. А. Волковой и др.).

Основные итоги работы Советско-монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР и АН МНР за 1970—1985 гг. // Там же. С. 5—8. (Совместно с В. Е. Соколовым и др.).

Памяти Фанни Яковлевны Левиной (1898—1983) // Бот. журн. Т. 71. № 6. С. 826—829. (Совместно с И. В. Борисовой и Л. Е. Родиным).

[Рец.] М. И. Будыко. Эволюция биосферы. Л.: Гидрометиздат, 1984 // Журн. общ. биол. Т. 47. № 1. С. 136—137.

1987. Дослідження рослинності Украінни 20-х та на початку 30-х років нашого століття // Укр. ботан. журн. 1987. Т. 44. № 3. С. 83—89.

1988. Ботанико-географические и картографические исследования в Монгольской Народной Республике // Природные условия, растительный покров и животный мир Монголии. Пущино: Наука. С. 137—159. (Совместно с У. Бекетом и др.).

Географические элементы [тырсово-холоднополынно-житняково-змеевковая сухая степь с караганами] // Сухие степи МНР. Ч. 2. Стационарные исследования (сомон Унджул). Л.: Наука. С. 78—80. (Совместно с Р. И. Никулиной).

Географические элементы [осоково-змеевково-житняково-крупноковыльная сухая степь] // Там же. С. 137—138. (Совместно с Р. И. Никулиной).

Географические элементы [чиевник вострецово-бескильницевый] // Там же. С. 184—185. (Совместно с Р. И. Никулиной).

Сравнение участков // Там же. С. 220—226. (Совместно с И. В. Борисовой и др.).

Эколого-фитоценотические типы [тырсово-холоднополынно-житняково-змеевковая сухая степь с караганами] // Там же. С. 80—81. (Совместно с Р. И. Никулиной).

Эколого-фитоценотические типы [осоково-змеевково-житняково-крупноковыльная сухая степь] // Там же. С. 138—139. (Совместно с Р. И. Никулиной).

Эколого-фитоценотические типы [чиевник вострецово-бескильницевый] // Там же. С. 185—186. (Совместно с Р. И. Никулиной).

1990. Предисловие // Ю. Д. Клеопов. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев: Наук. думка. С. 3. [Подписано: апрель 1980 г.]

1991. Степи Евразии. Л.: Наука. 144 с. (Совместно с З. В. Карамышевой и Р. И. Никулиной).

1992. Steppes of the former Soviet Union and Mongolia // Ed. by R. T. Coupland. Ecosystems of the World. Amsterdam, 1992. Vol. 8B. P. 3—59. (In common with Z. V. Karamysheva, I. V. Borisova, T. A. Popova et al.).

2000. Воспоминания // Бот. журн. Т. 85. № 2. С. 140—156.

Работы, вышедшие под редакцией Е. М. Лавренко

Карта растительности Монгольской Народной Республики. М. 1 : 1 500 000. М.: ГУГК, **1979.** 4 л.

Пустынные степи и северные пустыни МНР. Ч. 1. Природные условия (Булган сомон). Л.: Наука, **1980.** 184 с. (Совместно с Т. К. Гордеевой).

Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, **1980.** 429 с. + 9 л. аналитических карт. (Совместно с С. А. Грибовой и Т. И. Исаченко).

Пустынные степи и северные пустыни Монгольской Народной Республики. Ч. 2. Стационарные исследования (Булган сомон). Л.: Наука, **1981.** 259 с.

Горная лесостепь Восточного Хангая (МНР). Природные условия (сомон Тэвшрулэх). М.: Наука, **1983.** 189 с. (Совместно с И. А. Банниковой).

Комплексная характеристика пустынных экосистем Заалтайской Гоби (на примере Пустынного стационара и Большого Гобийского заповедника). Пущино: Наука, **1983.** 114 с. (Совместно с В. Е. Соколовым и др.).

Сухие степи Монгольской Народной Республики. Природные условия (сомон Унджул). Л.: Наука, **1984.** 166 с.

Дикорастущие полезные растения флоры Монгольской Народной Республики. М.: Наука, **1985.** 235 с.

Степи Восточного Хангая. М.: Наука, **1986.** 181 с. (Совместно с И. А. Банниковой).

Сухие степи МНР. Ч. 2. Стационарные исследования (сомон Унджул). Л.: Наука, **1988.** 235 с.

Степи Евразии. Л.: Наука, **1991.** 144 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 10 XI 1999

УДК 58 (091)

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 2

Е. М. Лавренко

ВОСПОМИНАНИЯ

E. M. LAVRENKO. REMINISCENCES

Остановлюсь вкратце на том ботаническом окружении геоботаников и флористов, с которыми вместе я или работал, или очень часто встречался, поскольку я ведал гербарием Харьковского ботанического сада, где были сосредоточены основные гербарные сборы по флоре Украины, собранные ботаниками, связанными с постоянным местом работы в этом городе.

БОТАНИКИ ХАРЬКОВА

Александр Алоизович Яната (1888—1938). Несмотря на свою относительно короткую жизнь, А. А. Яната сыграл значительную роль в развитии ботанической и сельскохозяйственной науки на Украине. Им были созданы Украинский сельскохозяйственный комитет и Институт прикладной ботаники при Наркомземе УССР. Председателем этого Комитета был академик ВАСХНИЛ, а позже — академик АН УССР Алексей Никанорович Соколовский, а его заместителем — проф. А. А. Яната, последний был также директором Украинского института прикладной ботаники, в который одно время входил и Харьковский ботанический сад вместе с гербарием.

А. А. Яната был небольшого роста, с приятным тихим голосом и, невзирая на свою скромную внешность, обладал необыкновенным упорством при достижении поставленных целей. Он способствовал переезду на Украину крупных ученых, работавших в начале 1920-х годов вне ее, но связанных с нею в свои более молодые годы. Так, в Харьков переехал из Москвы уже упоминавшийся А. Н. Соколовский — известный почвовед, а из Тбилиси — Дмитрий Гермогенович Виленский. А. Н. Соколовский занял кафедру почвоведения в Харьковском сельскохозяйственном учебном институте, а Д. Г. Виленский — кафедру ботаники.

Я заинтересовался происхождением А. А. Яната. Говорили, что он чех, что в значительной мере подтвердилось при получении каталога обменного фонда семян Пражского ботанического сада, который был опубликован в типографии «Janata». По-видимому, его отец был чех, а мать — украинка, он прекрасно говорил по-украински. Насколько мне известно, он окончил Киевский политехнический институт по сельскохозяйственному отделению. Еще до 1917 г. он был достаточно известным ботаником и опубликовал несколько хороших работ.[1]

До революции А. А. Яната жил в Симферополе, главном городе Таврической губернии, где он, работая в системе Таврического губернского земства, занимался вопросами, связанными с облесением Крымской яйлы.

Впервые я увидел А. А., когда он приехал в Харьков из Киева в начале 1920-х годов как председатель Украинского ботанического общества и редактор «Українського ботаничного журнала». Он собрал харьковских ботаников и сообщил о создании Украинского ботанического общества и журнала при нем. Известный альголог А. А. Коршиков выразил сомнение по поводу возможности публикаций научных статей на украинском языке в связи с неразработанностью ботанической терминологии. Яната ответил, что такая работа уже проводится в Киеве, и ее результаты дают возможность печатать любые материалы на украинском языке. В 1921 г. вышли 1-й и 2-й номера журнала, где были опубликованы и 2 мои рецензии. Журнал выходил начиная с 1921 г. с некоторыми перерывами. Яната оставался главным редактором журнала вплоть до 1928 г.

Он организовал также научно-популярный журнал «Віснік природознавства», выходивший с 1927 г., где он был главным редактором. Я опубликовал в 2 номерах этого журнала краткий очерк «Рослинність Украіні», снабженный картой основных ботанико-географический районов этой страны. Это был первый очерк растительности Украины в целом. Кроме того, А. А. Яната организовал и редактировал «Віснік сільскогосподарской науки». Яната по существу являлся инициатором создания труда «Флора Украины». Он с помощью М. И. Котова организовал в Харькове работу по подготовительной обработке литературных источников по флоре и растительности Украины для создания этого фундаментального труда. На основании этих работ была составлена картотека конкретных указаний местонахождений и условий обитания упоминавшихся в литературе видов растений Украины. Затем все местонахождения переносились на бланковые карты с указанием границ основных ботанико-географических районов Украины по разработанному мною проекту. Совершенно ясно, что это сильно облегчило последующую работу отдельных авторов по составлению «Флоры Украины», которая начала выходить в 2 изданиях:

1) «Флора УРСР. Визначник квиткових та вищих споровых рослин УРСР», 1935 г. (вышел всего один том, охватывающий все папоротникообразные в широком смысле, голосеменные и однодольные из покрытосеменных); 2) «Флора Украины» в 12 томах, созданное Институтом ботаники АН УРСР, 2-е издание (1936—1965).

Как для первого, так и для второго изданий была широко использована вышеупомянутая подготовительная работа, организованная А. А. Яната. А. А. всегда пользовался карточной системой сбора материалов; разговаривая и обсуждая тот или иной вопрос, он всегда делал отметки на аккуратно разрезанных карточках определенного формата, которые он (по его словам) распределял вечером по тематическим группам. В конце 1920-х или в начале 1930-х гг. А. А. Яната вынужден был (в результате проводимой тогда «борьбы против чрезмерной украинизации ботанической науки») оставить организованные им учреждения при Наркомземе и направиться в Симферополь, где он возобновил работу по облесению яйл Крыма. Некоторые свои работы по этому вопросу он смог опубликовать до ареста. В Харькове до меня доходили

---

[1] Яната А. А. Флора степи Мелитопольского и юго-западной части Днепровского уезда Таврической губ. (Тр. естеств.-истор. музея Таврического губ. земства. 1913. С. 1—250). Яната А. А. Материалы к флоре Солено-Озерной Лесной дачи Днепровского уезда Таврической губ. (Зап. Крым. о-ва естествоиспытателей и любителей природы. 1916. Т. 6. С. 31—110).

сведения, исходившие от его жены и дочери, о том, что в заключении ему была дана возможность работать по специальности вначале в низовьях Волги, затем на Дальнем Востоке. Где он умер, мне, к великому сожалению, неизвестно. Уже после войны дочь возбудила ходатайство о его реабилитации, что и было сделано.

Георгий Николаевич Высоцкий (1865—1940). Это был один из выдающихся исследователей природы степей и степных лесов, как естественных, так и преимущественно искусственных. Ответить на вопрос, какова же была основная специальность Г. Н., очень трудно. Он был всесторонним натуралистом, как бы совмещая в себе целый хорошо скоординированный институт, ведущий комплексные исследования степной природы. Он был великолепным наблюдателем и талантливым аналитиком и синтетиком своих наблюдений; конечно, литературу по интересующим его объектам исследования он хорошо знал, но основывался преимущественно на своих наблюдениях. Вероятно, следует считать, что Г. Н. внес наибольший вклад в почвоведение.

Г. Н. очень много сделал для изучения растительности степей европейской части СССР. Он наметил основные «нелесные» типы растительности для этой территории, предложил одну из лучших классификаций зональных типов степей, изучал дегрессионные и демутационные смены растительности в степях, был пионером в изучении биоморфологии степных растений и т. д.

Он ввел в почвенную и геоботаническую литературу много терминов, большинство из которых широко применяются в настоящее время. Он окончательно утвердил климатическую теорию безлесия степей (недостаток осадков при усиленном испарении в степях). Все эти фундаментальные исследования были тесно связаны с практическими задачами преимущественного степного лесоразведения, в области которого Г. Н. был выдающимся специалистом.

Опубликованные работы я знал еще до встречи с Г. Н. Мое личное знакомство с ним началось с 1926 г., когда он переехал в Харьков и занял должность профессора лесоведения в Харьковском институте сельского и лесного хозяйства. Сразу же у Г. Н. появилось много учеников, некоторые из них сделались известными учеными в области лесоведения и лесоводства. В 1930 г. Г. Н. стал профессором Всесоюзного (позже Украинского) научно-исследовательского института лесного хозяйства и агролесомелиорации, где я также некоторое время работал старшим научным сотрудником. В Харькове Г. Н. закончил одну из своих обобщающих работ «Учение о лесной пертиненции» (1929, 1930), т. е. о влиянии леса на внешние условия.

В Харькове я довольно часто встречался с Г. Н. Он был очень простым, доброжелательным и контактным человеком. Меня поражало его юношеское увлечение работой, он довольно часто разъезжал по опытным лесничествам как на Украине, так и в смежных областях РСФСР, много писал и публиковал, всегда добивался получения оттисков своих печатных работ, которые охотно раздавал всем интересующимся его исследованиями. Мне пришлось совершить с ним несколько поездок по нижнеднепровским пескам, «аренам», как предпочитал говорить Г. Н. Во время этих поездок я убедился в очень хорошем знании Г. Н. степной флоры.

Г. Н. Высоцкий в последнее десятилетие своей жизни — академик ВАСХНИЛ (с 1934 г.) и АН УССР (с 1939 г.).

Михаил Иванович Котов (1896—1978). М. И. Котов, который сразу принял во мне участие, был сыном священника. Его отец, предвидя неприятности для семьи (после революции) вследствие своего сана, оставил семью и уехал из Харькова, кажется в Валуйки, где служил священником в женском епархиальном училище, там он и умер в одиночестве. Старший брат М. И. — талантливый математик, преподаватель Харьковского университета — умер от скарлатины в начале 1920-х гг.

Мне кажется, что семья М. И. относилась несколько иронически к его ботаническим увлечениям (экскурсии, сбор гербария и пр.), но из него постепенно выработался отличный флорист и ботаник-ресурсовед, знаток полезных растений Украины.

Первая моя беседа с М. И. состоялась, кажется, ранней весной 1917 г. Меня познакомил с ним мой товарищ А. И. Киприянов, который был старше меня и уже

учился в Университете на химическом отделении (я был в 7 классе гимназии). Работая в лаборатории качественного и количественного анализа, он встречался с 2 студентами-ботаниками М. В. Клоковым и М. И. Котовым и рассказал им обо мне и моих ботанических интересах.

М. И. Котов заинтересовался моей личностью и предложил прогуляться и поговорить. Эта вечерняя прогулка продолжалась очень долго: с Университетской горки мы перешли на Екатеринославскую, довольно длинную улицу, и разгуливали по ней туда и обратно. М. И. расспросил меня о моих ботанических занятиях и моем гербарии и долго рассказывал о своих исследованиях флоры Валуйского уезда Воронежской губернии и окрестностей Харькова. Он подробно рассказал мне о своей дружбе с доцентом Университета В. И. Талиевым, сообщил мне и о знакомстве с любителем ботаники Иваном Александровичем Перфильевым, работавшим тогда секретарем Харьковского женского медицинского института. Он рассказал, что у И. А. есть большой, прекрасно собранный гербарий растений северной таежной флоры Вологодской губернии. Сообщение о контактах с этими ботаниками заняло у М. И. довольно много времени. М. И. сообщил мне, что он собирается написать большую работу по флоре и растительности Валуйского уезда и что В. И. Талиев посоветовал ему просмотреть журнал «Епархиальные ведомости Воронежской губернии», где, наверное, будут им обнаружены некоторые сведения о прошлом растительности Валуйского уезда. Очевидно, В. И. полагал, что эти сведения будут касаться деградации лесов под влиянием человека (рубка, выпас и т. д.). М. И. сказал, что он этих сведений не обнаружил, но узнал о стоимости селедок в минувшие годы. Он очень увлеченно говорил о своей работе и не давал мне возможности более подробно рассказать о моих флористических находках. Воспользовавшись небольшой паузой в его монологе, я сообщил ему, что нашел на сфагновом болоте около Гавриловки редкую для юга европейской части страны маленькую орхидею *Malaxis paludosa* (*Hammarbya paludosa*), она встречается преимущественно на сфагновых болотах и окрашена в светло-зеленый цвет, как и сфагновый мох. Это произвело впечатление на М. И., и он предложил познакомить меня с В. И. Талиевым.

Мы распрощались с М. И. около здания ж.-д. вокзала Южной железной дороги, и он пригласил меня посетить его на дому в один из воскресных дней и принести гербарные экземпляры моих наиболее интересных находок. Спустя некоторое время я нашел дом, в котором жила семья М. И., однако, простояв некоторое время перед дверьми, войти не решился и уехал домой. И только после вторичного приглашения я решился к нему прийти. У М. И. была отдельная комната, где он спал и работал, и где поддерживался большой порядок. Я ему показал некоторые растения из моего гербария, и он подтвердил все мои определения. Затем он показал мне свой гербарий, который хранился в большом сундуке, стоявшем у него в комнате. Растения лежали в газетной бумаге, гербарий был большой, и я впервые ознакомился с богатой флорой степи и меловых обнажений; некоторые растения я уже знал, так как мне их привез мой приятель Федя Кудрявцев, который собрал их в окрестностях слободы Двуречной на р. Осколе на границе Купянского и Валуйского уездов. М. И. одарил меня несколькими экземплярами степных растений из своего гербария и предложил мне в ближайшее время сходить домой к В. И. Талиеву и показать ему наиболее интересные растения из моего гербария. Я, очень довольный, пораженный таким теплым приемом, вернулся домой.

О посещении В. И. Талиева я расскажу в разделе, который будет посвящен моим контактам с последним.

Поздней осенью 1917 г. М. И., по поручению В. И. Талиева, приступил к приведению в порядок довольно обширной коллекции растений, собранных сотрудниками Талиева во время ботанических обследований Харьковской губернии, которые проводились в предвоенные и первые военные годы. Почвенными исследованиями в этих экспедициях руководил проф. Набоких. М. И. к этой работе привлек и меня. Работали мы в большой комнате ботанического кабинета Харьковского ветеринарного института, который, как я уже писал, закончил мой отец. В этой комнате стоял

большой шкаф, где хранился гербарий В. И. Талиева, ряд стоящих столов облегчал нашу работу, небольшая часть комнаты была отгорожена деревянной стенкой, где была оборудована фотографическая лаборатория. В этой же комнате был склад оттисков ранних работ В. И., он разрешил нам взять по одному оттиску его работ, что сильно пополнило наши личные библиотеки. Работали мы с М. И. всю осень, зиму и раннюю весну 1917 и 1918 гг. Мы не только, как следует, единообразно этикетировали этот гербарий, но и определяли его. Для меня это была большая школа. В результате этой обработки мы выявили новые виды для Харьковской губернии и несколько новых видов для Украины.

В дальнейшем, когда я начал заведовать гербарием Харьковского ботанического сада, в встречался с М. И. почти ежедневно, так как он после окончания гражданской войны приступил к составлению полного свода сведений по флоре Харьковского уезда, а в дальнейшем обрабатывал свои материалы, собранные им в различных экспедициях.

В 1932 г. он в качестве ботаника принимает участие в Украинской правительственной высокогорной экспедиции в юго-восточную часть Центрального Тянь-Шаня. В 1934 и 1935 гг. работал в юго-восточной части Ширванской степи Азербайджанской ССР, а также в Приазовье, на побережье Сиваша и в некоторых западных районах Украины. В 1938 г. М. И. переехал в Киев в АН УССР на должность старшего научного сотрудника Отдела систематики растений Института ботаники и в 1940 г. в Киевском государственном университете защитил докторскую диссертацию на тему «Сем. Крестоцветных (*Cruciferae*) флоры УССР». В годы Великой Отечественной войны он заведовал группой систематики растений Института ботаники АН УССР в г. Уфе. Вернувшись после войны в Киев, заведовал Отделом систематики высших растений.

М. И. был одним из активных авторов и главным редактором части томов фундаментального труда «Флора УРСР», а также одним из авторов «Определителя растений УРСР», удостоенного государственной премии СССР. Преданность М. И. флористическим исследованиям, сбору, этикетированию и дальнейшему хранению гербарного материала была чрезвычайно велика.

Михаил Васильевич Клоков (1896—1981). Как я уже упоминал, с М. В. Клоковым, так же как и с М. И. Котовым, я познакомился одновременно весной 1917 г. Произошло это в Лаборатории качественного и количественного анализа Харьковского университета. Тогда это был небольшого роста, слегка сутулый человек, небрежно со мной поздоровавшийся, направляясь к своему месту за химическим столом. М. В. был очень своеобразным человеком, он был не только хорошим флористом, знатоком флоры лесостепи и степи европейской части страны, но и крупным систематиком-таксономистом, кроме того, он был известным украинским поэтом (его псевдоним М. Доленго, по его словам, это была девичья фамилия одной из его прабабушек), опубликовавшим несколько сборников своих стихов, из которых два посвящены харьковским ботаникам старших поколений — В. М. Черняеву и В. И. Талиеву.

М. В. уже в это время (1917 г.) был известен среди харьковских ботаников тем, что он обнаружил в Кочиновской степи Харьковской губернии новый для ботаники вид *Gypsophila*, позже описанный им как *G. stepposa* Klok.

Позже, в годы послереволюционные, М. В. особенно много времени уделял поэзии и принимал активное участие в дискуссиях, так как тогда на Украине, как и в РСФСР, существовало несколько поэтических школ, между которыми шли жаркие споры. Выступая как поэт и публикуя свои стихи в разных журналах, М. В. продолжал заниматься флорой Харьковской обл., а позже — также и Северного Приазовья.

В начале 1920-х гг. я уже довольно близко сошелся с М. В., он часто бывал в моем отчем доме, в Дергачах, а я один раз посетил его родительский дом в гор. Купянске, где его отец был преподавателем гимназии, а позже, в советский период, в школе. Там мы с ним и с А. И. Прошкиной-Лавренко (впоследствии ставшей моей женой) совершили ряд экскурсий, в том числе и в Кочиновскую степь. Я остался осматривать растительность этой степи, а М. В. вместе с Анастасией

Ивановной прошли пешком по долине р. Красной до места ее впадения в Донец (они шли несколько дней, так как продолжительность пути была более 100 км). А. И. брала образцы планктона, а М. В. собирал растения, причем для их сбора ему служила кошелка (плоская сумка с 2 ручками), сплетенная из листьев аира (*Acorus calamus*). Кошелку он нес в левой руке, а правой отбивал такт стихам, которые беспрестанно декламировал себе под нос.

С 1922 по 1926 г. М. В. состоял аспирантом кафедры ботаники при Харьковском институте народного образования (ХИНО). С 1926 по 1930 г. он был научным сотрудником при той же кафедре ХИНО, а с 1930 по 1941 г. заведовал сектором цветковых растений научно-исследовательского Института ботаники при Харьковском государственном университете (ХГУ). С 1939 по 1941 г. состоял также профессором кафедры систематики высших растений при ХГУ; далее работал некоторое время профессором кафедры ботаники Кзыл-Ординского педагогического института. В 1942—1944 гг. заведовал кафедрой ботаники Объединенного Украинского государственного университета, находящегося в Кзыл-Орде. С 1944 г. и до конца жизни — старший научный сотрудник Института ботаники АН УССР.

В 1947 г. М. В. защитил докторскую диссертацию на тему «Эндемизм украинской флоры» в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР. Я помню, что одним из его оппонентов был крупный ученый, широко известный таксономист С. В. Юзепчук. Я также выступал в качестве неофициального оппонента и старался подчеркнуть большой вклад М. В. в изучение флоры Украины.

Для «Флоры Украины» М. В. обработал ряд наиболее трудных в таксономическом отношении групп, а для «Флоры СССР» — подрод *Melanium* рода *Viola* и сложнейший по своей внутривидовой структуре род чабреца (*Thymus*); впоследствии им была опубликована монография «Расообразование в роде тимьянов — *Thymus* L. на территории Советского Союза» (Киев, 1973).

М. В. обладал очень острым «таксономическим глазом», он легко находил морфологические различия в мелких таксономических единицах, обладавшим особым ареалом и связанных с определенными экологическими условиями. Он не был поклонником биологической систематики и не склонен был проверять устойчивость установленных им таксономических единиц на грядках в питомниках. В ряде случаев он описывал как новые виды гибриды между ранее установленными видами. Большинство видов, описанных Клоковым, впоследствии оказались подвидами ранее установленных видов, а иногда включались в синонимы последних.

М. В. создал на Украине школу таксономистов, к ней относятся Ю. Н. Прокудин, Д. Н. Доброчаева, О. Н. Дубовик и др.

Вместе со своими киевскими учениками М. В. опубликовал интересную работу по флористическому районированию Украины (Клоков, Доброчаева, Дубовик). Это районирование основывается на географических закономерностях эндемичных видов для Украины и отчасти — соседних территорий РСФСР.

М. В. Клоков продолжил до некоторой степени ту же работу, которую в середине прошлого столетия начал профессор В. М. Черняев, занимавший кафедру ботаники в тогда еще молодом Харьковском университете. К сожалению, В. М. опубликовал только конспект флоры Харьковской губернии, но не описал ни одного нового вида, однако в его гербарии сохранился материал по видам, на этикетках которых были даны названия для этих новых видов с указанием sp. nova. Ряд этих видов был опубликован другими учеными, в том числе и М. В. Клоковым, с сохранением видового эпитета и фамилии В. М. Черняева как исследователя, установившего этот вид.

М. В. во время экскурсий и экспедиционных поездок собирал материал по тем семействам и родам, над которыми он работал. Особенно много материалов он собрал по роду *Thymus*.

При обработке крупных родов он предпочитал работать с высококвалифицированными помощниками, компетентными не только в вопросах таксономии, а также главным образом в области изучения растительных сообществ. Так, при обработке рода *Thymus* ему помогала довольно известная ботаник Н. А. Шостенко-Десятова.

Большинство видов с Украины описано ими совместно; хотя безусловно, идейную и руководящую роль в этом играл М. В. При обработке видов рода *Stipa* из южной части степей Украины и Крыма его помощником был украинский степевед В. В. Осычнюк.

Умер М. В. неожиданно. Несмотря на возраст, он не терял бодрости и продолжал интенсивно работать. Он относился к «совам», работая преимущественно по ночам. Во время ночного бодрствования у него перегорела лампочка, он взобрался на стул и пытался заменить ее новой, потеряв равновесие, упал на пол, пролежал на полу до утра, схватил дополнительно к ушибам воспаление легких и через несколько дней умер.

Кроме упомянутых выше моих соратников по работе в Харькове я был связан по роду своей деятельности еще с двумя ботаниками, а именно с Натальей Алексеевной Десятовой-Шостенко и с Фанни Яковлевной Левиной.

Наталья Алексеевна Десятова-Шостенко (1889—1969). Первый период деятельности Н. А. связан с Петербургом, где она принимала участие в работах Переселенческого управления в качестве геоботаника, обследуя растительность гор юга Средней Азии, и опубликовала краткий предварительный отчет о своих работах. После Октябрьской революции работала в Харькове, участвуя в работах экспедиций по изучению растительности Украины (главным образом на юге): проводила съемку растительности заповедника Аскания-Нова, совместно с Ф. Я. Левиной изучала растительность о-ва Джарылгач и п-ова Тендер и др., о чем ими была опубликована работа (в 1928 г.). Во второй половине 1920-х и в 1930-х гг. Н. А. работала преимущественно в области таксономии. Много времени она уделила совместной работе с М. В. Клоковым по таксономии украинских представителей рода *Thymus*. Основная работа по выделению новых таксономических единиц принадлежала Клокову, он же составлял латинские диагнозы, полные списки местонахождений составлялись Н. А. Латинские названия всех новых видов сопровождались фамилиями обоих. Н. А. обработала все остальные роды губоцветных, а также семейство бурачниковых Украины, установив среди них несколько новых видов. Описания представителей всех видов этих семейств флоры Украины, а также общие выводы из этой работы она представила в БИН АН СССР в качестве докторской диссертации, однако в связи с началом Великой Отечественной войны защита не состоялась. В последние перед войной годы она заведовала кафедрой ботаники в Харьковском фармацевтическом институте. Н. А. не уехала в эвакуацию из Харькова во время прихода немцев, а переехала в Киев, захватив с собой весь Харьковский гербарий, включая гербарий Н. С. Турчанинова, и поместив его в Украинском институте ботаники. Затем при отступлении немцев из Киева она эмигрировала на запад (во Францию) и, видимо, сопровождала захваченный и вывозимый немцами гербарий, в том числе и харьковский. Однако немцам было уже не до гербария, и вагоны с ним были брошены по дороге, уже за рубежом, где он был обнаружен советскими войсками и перевезен в Киев. Там он и хранится до сих пор, входя в состав богатого ныне гербарного собрания Украинского института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР.

Во Франции Н. А. некоторое время работала в Монпелье с известным французским ботаником Браун-Бланке, совместно с которым опубликовала обзор растительных ассоциаций французской части Средиземноморской ботанико-географической области.

Будучи делегатом VIII Международного ботанического конгресса, состоявшегося в 1954 г. во Франции, в Париже я видел мадам Roussine (Десятову-Шостенко), она хотела со мной встретиться, но я не захотел с ней общаться,[2] и встреча не состоялась. Скончалась она, по-видимому, в 1960-х гг. во Франции.[3]

---

[2] Это было связано с тем, что Десятова-Шостенко необъективно отзывалась о работах советских ботаников. — *Р. Камелин.*

[3] Год смерти Н. А. Десятовой-Шостенко указан нами по книге: Authors of plant names / Ed. by R. K. Brummit, C. E. Powell. Kew, 1992. 732 p. — *Р. Камелин.*

Фанни Яковлевна Левина (1898—1983). Окончив в 1924 г. Харьковский институт народного образования и получив специальность ботаника, Ф. Я. начала работать лаборантом гербария при Харьковском ботаническом саду и поступила в аспирантуру, которую проходила под моим руководством по профилю геоботаника в Институте почвоведения при Харьковском сельскохозяйственном институте. В 1937 г. она защитила кандидатскую диссертацию на тему «Болота Черниговского Полесья». Кроме этого, ею были проведены исследования степей Аскания-Нова, лесостепи Харьковской обл. и других районов Украины. 12 лет своей жизни Ф. Я. посвятила педагогической работе в учебных заведениях Харькова (Высшие курсы, Харьковский фармацевтический институт). Во время Отечественной войны Ф. Я. жила сначала в Астрахани, где работала в эвакогоспитале, затем переехала в Узбекистан, где была сотрудницей Ботанического сада, преподавала в Андижанском учительском институте, занимая должность доцента (1942—1944 гг.). После окончания войны в течение 4 лет Ф. Я. была старшим научным сотрудником Кольской научно-исследовательской базы. С 1949 г. Ф. Я. — сотрудник Комплексной научной экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения АН СССР, работающей под руководством академика В. Н. Сукачева. Вначале она проводила исследования на возвышенности Ергени, а затем в Заволжье на Прикаспийской низменности в составе Лиманного отряда Экспедиции, возглавляемого акад. ВАСХНИЛ И. В. Лариным, опубликовав ряд интересных работ по биологии растений и большую монографию «Растительность полупустыни Северного Прикаспия и ее кормовое значение». С 1953 г. и до своей смерти Ф. Я. — сотрудник Отдела геоботаники БИН АН СССР. Ф. Я. Левина была прекрасным полевым работником, очень хорошим наблюдателем. Преданность ее научной работе была поразительна, работа составляла всю ее жизнь. Своими книгами по истории исследований и библиографии сотрудников Отдела геоботаники (начиная с 1922 г. — год его образования) Ф. Я. доказала, что она была умелым составителем фундаментальных научных справочных изданий.

КИЕВСКИЕ БОТАНИКИ

В Киеве уже в 1920-х гг. было довольно много ботаников, среди которых можно выделить несколько групп. Большая группа была связана с Киевским университетом, реформированным в Киевский институт народного образования, а позже — с Институтом ботаники АН УССР. Во главе ее стоял академик АН УССР, профессор А. В. Фомин и его ученики Д. К. Зеров, А. Н. Окснер, А. С. Лазаренко, Ю. Д. Клеопов и Б. Н. Клопотов. Вторая группа была представлена эмбриологами, учениками академика АН СССР С. Г. Навашина. Из них мне был близок ботаник-эмбриолог профессор В. В. Финн и некоторые другие. В Киеве в то время еще работал ботаник старшего поколения Е. И. Бордзиловский, занимавшийся обработкой материалов по флоре Южного Закавказья, а в 1920-х гг. служивший на Киевской опытной сельскохозяйственной станции.

Борис Николаевич Клопотов (1882—1942). По-видимому, раньше, чем с другими киевскими ботаниками, я познакомился с Б. Н. Клопотовым, занимавшим пост начальника торфяной части Наркомзема Украины. Тогда она находилась в Киеве, где жил и Б. Н., а Наркомзем Украины в то время (1920-е гг.) был в Харькове, поэтому Б. Н. приходилось часто наезжать в тогдашнюю столицу Украины — Харьков. Однажды он зашел в Харьковский ботанический сад, чтобы познакомиться с местными геоботаниками, и в частности со мной, так как узнал, что я занимаюсь болотами и собрал некоторый материал по болотам Восточной Украины. Он попросил меня скопировать этот материал для своей торфяной части. Я сообщил ему свои выводы о молодом возрасте болот востока Украины. Он сказал мне, что, по-видимому, такой же возраст имеют болота лесостепи Западно-Сибирской низменности, где он работал в экспедиции Переселенческого управления. С этих ранних лет

у меня завязались дружеские отношения с Б. Н. Кроме общности научных интересов связующим звеном наших отношений явился значительный интерес к изобразительному искусству. Б. Н. в это время очень энергично собирал книги по искусству и живописи. Я заходил к нему в Харькове в комнату, специально арендованную для торфяной части, он мне всегда показывал все свои приобретения. Я тогда также начал интересоваться литературой по изобразительному искусству, как это произошло, я расскажу далее.

Александр Васильевич Фомин (1869—1935). С ним я также встретился в Харькове, куда Фомин приезжал в Отдел науки Наркомпроса Украины по делам Киевского ботанического сада, в котором работали и его ученики, упомянутые выше. Во время первого приезда А. В. в Харьков гербарий уже находился в нижнем этаже директорского дома. А. В., увидев в одной из комнат гербария диван, на котором я спал раньше (в момент его приезда я был женат и получил комнату во 2-м этаже этого дома), попросил у меня разрешения ночевать на этом диване во время его приездов. Питался он преимущественно у нас. А. В. был очень милым и доброжелательным человеком. Это был опытный таксономист, много сделавший для изучения богатой флоры Кавказа, где он ранее работал в Тбилисском ботаническом саду. Совместно с Н. А. Бушем он был соредактором Н. И. Кузнецова по созданию знаменитой «Flora caucasica critica». А. В. обработал ряд крупных семейств и закончил в Киеве обработку всех голосеменных Кавказа. Эта обработка была опубликована в Издательстве АН Украины в виде отдельной монографии. Это было последнее звено широко задуманного ими и далеко не законченного многотомного труда по флоре Кавказа. А В., работая в Киеве, естественно интересовался флорой Украины. В его обработке опубликованы в 1-м томе «Флора Україні» папоротникообразные и голосеменные. Он занимался также сфагновыми мхами Украины. К концу своей жизни он успел обработать папоротникообразные для «Флоры СССР» (Т. 1. 1934).

А. В. пригласил меня в Киев с тем, чтобы остановиться в Киевском ботаническом саду, что я и сделал в 1923 или 1924 г. Киевские гербарии И. И. Шмальгаузена и других коллекторов хранились тогда не в Ботаническом саду, а в так называемом «ботаническом кабинете» главного здания Университета. Директорский дом в Ботаническом саду был, насколько я помню, двухэтажным. В верхнем этаже была квартира директора А. В. Фомина, а в нижнем — научные лаборатории Ботанического сада, я ночевал в одной из комнат нижнего этажа.

А. В. Фомину удалось сохранить оранжерею с богатой коллекцией тропических и субтропических растений, подвергавшихся опасности в годы гражданской войны. Большая часть территории сада была занята довольно богатым по составу старым дендропарком.

В этот приезд я познакомился с другими киевскими ботаниками.

Владимир Васильевич Финн (1878—1957). У меня произошла довольно любопытная беседа с профессором В. В. Финном. Мне были известны его интересные эмбриологические работы по халазогамии некоторых групп голосеменных. Я встретился с ним в гербарии И. И. Шмальгаузена, где я просматривал материалы по василькам (*Centaurea*). В комнату вошел В. В., назвал свою фамилию и спросил, являюсь ли я учеником В. М. Арнольди. Я это подтвердил. «В таком случае, — сказал он мне, — я расскажу Вам интересную историю. В окрестности Киева есть поселок Святошино, в нем имели свои дачи некоторые профессора Киевского университета, в том числе была дача С. Г. Навашина, который, как Вы знаете, в настоящее время живет и работает в Тбилиси. Этим летом, живя в Святошино, я обратил внимание на группу детишек, играющих стекляшками, которые они вынимали из коробки. Подойдя к ним, я убедился, что это была коробка со стеклами для микроскопирования. Очевидно, она была забыта С. Г. Навашиным на его бывшей даче. Я обменял ее на конфеты. Просматривая препараты, я убедился, что один из них принадлежал В. М. Арнольди, потому что его рукой написано „зародышевый мешок *Scilla bi...*"

(очевидно, *bifolia*, конец стерся). На препарате была ясно видна одна из стадий процесса двойного оплодотворения — одна из мужских гамет находилась рядом с яйцеклеткой, а вторая — у центрального ядра зародышевого мешка. Таким образом, В. М. Арнольди был у порога открытия двойного оплодотворения, но не придал этому должного значения». По-видимому, у В. В. было восторженное отношение ко всему, что имело отношение к репродукционным процессам у высших растений. Так, известный советский геоботаник Михаил Соломонович Шалыт, также учившийся у В. В. Финна, говорил мне, что проводя практические занятия по изучению размножения у папоротникообразных он, рассматривая их под микроскопом (переходя от одного студента к другому), говорил: «Вот у Вас прекрасно виден архегоний», и с восторгом восклицал: «Смотрите, какие они прекрасные (как пушки)!».

Перехожу к ученикам А. В. Фомина. Все упомянутые дальше молодые ботаники кончили Киевский институт народного образования и были прекрасными, я бы сказал — блестящими учеными.

Дмитрий Константинович Зеров (1895—1971) — большой знаток болот Украины. Опубликовал монографию «Болота України», в которой он подробно остановился на типологии болот по характеру растительности, определению строения торфяной залежи на основании состава торфов и результатов спорово-пыльцевого анализа. Эту монографию он защитил как докторскую диссертацию. Я был одним из его официальных оппонентов. Он и впоследствии занимался изучением болот Украины, так же как и печеночных и сфагновых мхов, о которых он опубликовал отдельную монографию. Д. К. создал школу учеников, специалистов по болотам и спорово-пыльцевому анализу четвертичных отложений (Артюшенко, Бачурина). Он был избран в 1948 г. академиком АН УССР, с 1946 по 1963 г. он был директором Института ботаники Украины.

С Д. К. Зеровым у меня были хорошие отношения, но они не носили характер близких, дружеских, а вот остальные три члена этой квадриги были моими близкими друзьями.

Андрей Сазонтович Лазаренко (1901—1979). Крупнейший специалист по мхам УССР, БССР и Дальнего Востока.[4] Им изданы определители мхов Украины (два издания) и Белоруссии. Он был директором Биологического института, а позже — филиала Украинского института ботаники во Львове. В послевоенные годы занимался преимущественно цитологией мхов.

А. С. Лазаренко был необыкновенно остроумным человеком. Например, для одной сотрудницы киевского Института ботаники, он придумал прозвище «Навуходоносор», использовав имя этого мессопотамского владыки для обозначения сплетницы и доносчицы. Когда он приехал ко мне в 1959 г. на дачу в Комарово под Ленинградом, он ехидно сказал мне: «Я бачу, що Ви живете, як справжний патриот!». Его лицо и улыбка носили на себе слегка сатирический оттенок. К концу жизни А. С. (когда он был директором филиала Ботанического иститута во Львове) сильно заинтересовался живописью и стал собирать картины украинских художников, довольно быстро образовав богатое собрание украинской живописи. Впоследствии он вывез все свое собрание картин во Львов и передал их в дар Львовскому музею живописи.

Альфред Николаевич Окснер (1898—1973). Член-корреспондент АН УССР с 1972 г., директор Института ботаники (1968—1970), основатель украинской школы лихенологов, автор определителя лишайников Украины (1937) и 2-томной сводки «Лишайники флоры УССР», редактор и один из авторов «Определителя лишайников СССР». А. Н. был крупнейшим специалистом по лишайникам и являлся одним, из ведущих ученых нашей страны в этой области. Это был милейший человек. Одно время из-за психической депрессии в конце 1930-х годов (он заболел манией преследования) сотрудники Института ботаники Киева решили, что ему лучше на

[4] А. С. Лазаренко был и членом-корреспондентом АН УССР — *Р. Камелин.*

время покинуть Киев и направили его в Ленинград, где он с женой (очень милой и заботливой женщиной) прожили у нас с Анастасией Ивановной. Дети в то время были в детском лагере Ленинградского Дома ученых в Сестрорецке.

Последний раз я видел А. Н. в Киеве в академическом санатории. Он был довольно бодр, хорошо ходил. Мы навещали его вместе с К. М. Сытником и А. С. Лазаренко. К сожалению, после выхода из санатория его быстрая болезнь (рак легких) привела к кончине.

Юрий Дмитриевич Клеопов (1902—1942). Известный советский геоботаник, много занимавшийся изучением лесов и степей Украины. Он был не только фитоценологом, но и прекрасным флористом и специалистом по сем. *Caryophyllaceae*. Ю. Д. много работал в области типологии широколиственных или неморальных (как он предложил их называть) лесов и степей Украины, а также и истории растительности последней. К числу его работ, которые можно считать классическими, принадлежит монография «Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР» (1941). Второй известной его работой является «Геоботанічний ескиз лівобережжя середньоі Наддніпрянщини» (1934). Первая работа написана на основании материалов, не только собранных на Украине, но и частично полученных им во время большого осведомительного маршрута 1935 г., начатого со Среднерусской возвышенности и продолженного далее, на восток лесостепи высокого Заволжья, и закончившегося в темнохвойной тайге западной части Алтая и Кузнецкого Алатау. Эти две работы следовало бы переиздать.[5]

В течение интересующего нас периода изучения истории растительности Украины до 1935 г. (время моего переезда в Ленинград) сам Ю. Д. стал организатором ряда экспедиций и полустационарных работ на Украине. Он имел учеников (Гринь, Доброчаева, Афанасьев, Билык, Зозулин и др.), которые работали по изучению различных типов растительности Украины (луга, степи, леса) до войны и в послевоенный период. Я был хорошо знаком с этими ботаниками, так много сделавшими для развития ботанической науки в нашей стране и главным образом на Украине.

Ю. Д. Клеопов помимо ботанических занятий очень увлекался поэзией, был поклонником символистов и писал хорошие (по моему мнению) стихи в их духе, но они остались неопубликованными.

* * *

Иосиф Конрадович Пачоский (1864—1942). В начале 1920-х гг. проф. А. А. Яната организовал комиссию для поездки в заповедник Аскания-Нова для ознакомления с его научной деятельностью и разработкой плана научно-исследовательских работ на ближайшие годы. Из геоботаников в нее вошли М. И. Котов и Е. М. Лавренко. Большую привлекательность Аскания-Нова представляла в это время присутствием там выдающегося ботаника И. К. Пачоского — одного из создателей отечественного направления фитоценологии, которая тогда еще называлась фитосоциологией. Как известно, И. К. был моложе не менее выдающегося русского ботаника С. И. Коржинского (1861—1900), который также считался основателем русского направления учения о растительных сообществах. Жизненные пути их не перекрещивались, и они независимо пришли к представлениям о существовании сообществ растений.

Я хочу попытаться воспроизвести облик И. К., как я его наблюдал в Аскании-Нова. Это был высокий, седеющий человек, плотного сложения, сдержанный и молчаливый. Одежда его была характерна для тех лет. Он был в русских сапогах, в штанах солдатского типа цвета хаки, в куртке неопределенного серого цвета, в рубашке без галстука. Этот выдающийся исследователь сейчас, вероятно, мало знаком современным натуралистам. Он закончил училище садоводства в Смеле на Киевщине, затем жил в Киеве и работал в непосредственном контакте с И. И. Шмальгаузеном.

---

[5] Первая из них — «Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР» — издана в 1990 г. в Киеве с кратким предисловием Е. М. Лавренко. — *Р. Камелин.*

Я думаю, что последнего можно считать учителем И. К. в области таксономии и флористики, так как И. К. был не только фитоценологом-геоботаником, но и прекрасным флористом.

Я не собираюсь давать подробный анализ научной деятельности И. К., но все-таки должен упомянуть о его роли в развитии фитоценологии и степеведения. Одним из наиболее крупных и ранних его произведений было «Основные черты развития флоры Юго-Западной России» (Херсон, 1910), где он коснулся не только истории флоры, но и растительности. В 1921 г. он опубликовал труд «Основы фитосоциологии». Целый цикл его работ связан с Херсонской губернией, которая ранее простиралась от Днепра до Днестра. Он работал в составе экспедиции по изучению почв и растительности этой губернии, организованной губернским земством. Почвы изучал профессор Одесского университета Набоких, а растительность — И. К., который опубликовал целую серию монографий.[6] Особенно ценны две монографии о степях и лесах. Первая интересна тем, что в ней опубликовано очень подробное для тех времен описание степей Аскания-Нова, в том числе его наблюдения над сезонными и погодичными изменениями растительного покрова как самой степи, так и луговой и, кроме того, болотно-луговой растительности подов.

Живя в Херсоне, И. К. посещал Асканию-Нова почти ежегодно. Он в то время был сотрудником Херсонского губернского земства и выполнял обязанности не только ботаника и специалиста по сорнякам, но и губернского энтомолога. Он основал в Херсоне естественно-исторический музей, где была богато представлена фауна Херсонской губернии и ряд ботанических объектов, касающихся сорной растительности, а также большой гербарий флоры Херсонской области и соседних районов юга европейской части СССР. И. К. был большим знатоком птиц и опубликовал ряд орнитологических работ по некоторым районам правобережной Украины. Этот замечательный натуралист был широко образованным человеком, его введение к 1-му тому, посвященное понятию вида и его становлению, показало его знакомство с современной генетикой, а закономерности, вскрытые последней, были использованы в его концепции о виде у растений.

Непрезентабельная одежда И. К. при моем знакомстве с ним в начале 1920-х гг. в Аскании-Нова была обязана чрезвычайным обстоятельствам того времени. Во время войны с буржуазной Польшей в крупных населенных пунктах граждане польского происхождения изолировались. Очевидно, кто-то предупредил об этом И. К., и он вместе с двумя сыновьями (жена его к тому времени умерла) отправился на Кинбурнскую песчаную косу, отделяющую Днепровский эстуарий от Ягорлыцкого залива Черного моря. Здесь И. К. с сыновьями и прожил до окончания этой войны, после чего он переехал в Асканию-Нова, начав снова работать здесь как ботаник. Здесь он написал три большие работы: «Наблюдения над растительным покровом степей Аскания-Нова» (1922), «Наблюдения над целинным покровом в Аскании-Нова» (1923) и о растительности Кинбурнской косы с полным списком видов сосудистых растений ее флоры.

К сожалению, это пребывание И. К. в Аскании-Нова было непродолжительным, так как вскоре он уехал в Польшу, где работал вначале ботаником в Беловежской пуще, а затем профессором Познаньского университета.

Сыновья Иосифа Конрадовича были хорошими музыкантами; один — скрипач, другой — виолончелист. Оба они погибли в Польше от рук гитлеровцев, как участники сопротивления. И. К. с трудом пережил эту трагедию и умер в 1942 г.

Я из-за своей застенчивости мало говорил с И. К., но впоследствии переписывался с ним и обменивался оттисками. Я очень рад, что судьба свела меня, хотя бы и на короткое время, с этим выдающимся человеком.

Валерий Иванович Талиев (1872—1932). Еще будучи гимназистом, я познакомился с проф. В. И. Талиевым (кажется, он тогда еще числился доцентом Харьковского университета), который читал курс ботаники на Медицинском факультете университета и по совместительству работал в Харьковском ветеринарном институте, читая там тот же курс. Познакомил меня с ним М. И. Котов весной 1917 г. (см. выше). Вместе с ним я посетил В. И. Талиева в его маленьком домике. Кабинет, куда

[6] «Описание растительности Херсонской губернии» (Вып. 1—3; Херсон, 1915—1927); «Причерноморские степи. Ботанико-географический очерк» (Одесса, 1908).

* * *

В настоящее время, когда прошло более 60 лет, я с большой теплотой вспоминаю о двух профессорах: заведующем кафедрой ботаники **Владимире Митрофановиче Арнольди (1871—1924)** и заведующем кафедрой зоологии позвоночных **Петре Петровиче Сушкине (1868—1928)**; уже в советское время последний был избран академиком, а В. М. Арнольди — членом-корреспондентом АН СССР. Это были настоящие большие ученые и прекрасные преподаватели. Я прослушал полный курс морфологии высших растений В. М. Арнольди и начал слушать его курс лекций по низшим растениям, но прослушал только часть, относящуюся к зеленым водорослям, так как осенью 1919 г. В. М. Арнольди и П. П. Сушкин покинули Харьков и направились на юг, предваряя отступление белых армий. В. М. Арнольди обосновался в Екатеринодаре (ныне Краснодар), а П. П. Сушкин — в Симферополе. После окончания гражданской войны В. М. Арнольди переехал в Москву, в Московский университет, а П. П. Сушкин, избранный впоследствии академиком, в Петроград.

В. М. Арнольди читал свой курс не в здании Ботанического института, где была небольшая аудитория, а в биологическом корпусе, где имелся значительно больший лекционный зал. Он ездил туда в фаэтоне, запряженном лошадью, принадлежавшей ботаническому саду, туда же предварительно завозились экспонаты и таблицы, необходимые для лекций. Среди экспонатов было довольно много образцов тропических растений, приведенных В. М. из Байтензорского ботанического сада, расположенного на о-ве Ява. О своем пребывании на Яве и японских островах В. М. написал очень интересную книгу, выдержавшую два издания. Лекции по морфологии высших растений были очень интересными, так как модификации многих органов растений он связывал с условиями местообитаний. Его лекции были опубликованы в книге «Органография растений». В другом курсе лекций, посвященном зеленым водорослям, было сделано некоторое нововведение, которое заключалось в том, что автору этих строк, например, было предложено рассказать в течение получаса об эволюции размножения одноклеточных зеленых водорослей от изогамии до гетерогамии с демонстрацией составленных таблиц, что я и выполнил. Это вызвало недовольство старейшего ассистента кафедры ботаники Михаила Алексеевича Алексеенко, очень приятного пожилого человека, о нем будет сказано ниже.

В. М., как известно, принадлежал к первому поколению школы И. Н. Горожанкина, известного эмбриолога голосеменных и альголога. Он также в период своей научной деятельности, как и его учитель, занимался эмбриологией хвойных, а во второй период своей научной деятельности — преимущественно альгологией и гидробиологией. В. М. Арнольди является основателем Северо-Донецкой биологической станции Харьковского университета, которая, кажется, существует до сих пор.

В состав кафедры Владимира Митрофановича Арнольди входили доцент альголог Леонид Андреевич Шкорбатов (1884—?), доцент Михаил Яковлевич Савенков (?—1919), занимавшийся тогда анатомией ксерофитных растений, собранных им в Крыму, в окрестностях Коктебеля, и два ассистента: Лука Илларионович Волков (1886—?), специалист по высшим водорослям, и Михаил Алексеевич Алексеенко (?—1918). Все упомянутые выше сотрудники, кроме Алексеенко, являлись учениками В. М. Арнольди. Временами появлялся на кафедре оставленный для подготовки к профессорскому званию Александр Аркадьевич Коршиков (1889—1945), специалист по микроскопическим зеленым водорослям. Кроме того, на кафедре было два служителя: один из них Ананий Степанович, милейший человек, постоянный участник всех практических занятий со студентами, которые проводились на Донецкой биологической станции, где он выполнял обязанности повара. Служители жили при институте, в специально построенных для них двух деревянных домиках. Оба они проработали на своем посту всю жизнь — десятки лет. Почти всех этих людей я хорошо знал, и с некоторыми у меня возникли довольно теплые отношения.

В это же время я сошелся с еще одним харьковским ботаником, **Григорием Ивановичем Ширяевым**, автором двух хороших для своего времени работ о флоре

меня привели, был очень скромный, как впрочем и весь домик. Я подобрал для показа В. И. 15—20 листов моего гербария, в том числе и орхидейку. В. И. внимательно просмотрел все принесенные экземпляры, особенно обращая внимание на этикетки. Он не сделал никаких поправок в определении растений и в заключение сказал: «Составьте список Ваших наиболее интересных находок с указанием местонахождений, передайте мне, и я этот список опубликую в „Бюллетене Харьковского общества любителей природы"». В 1918 г. в № 2-3 Бюллетеня была опубликована моя первая научная работа «К флоре Харьковского уезда». К сожалению, это был последний номер этого журнала.

В. И. основал Харьковское общество любителей природы и был его бессменным председателем. Общество устраивало выставки по охране природы, устраивало заседания, на которых выступали крупные ученые по разным разделам естествознания. Общество выпускало вышеупомянутый журнал, в котором публиковались статьи по общим вопросам естествознания, а также краеведческий материал по природе Харьковской губернии и другим территориям юга Европейской части страны. В журнале был большой раздел рецензий на книги по естествознанию. Мой отец был членом этого общества, и поэтому мне этот журнал был хорошо известен.

Позже В. И. дал мне из своей библиотеки для изучения ряд работ по так называемому «степному вопросу», т. е. о причинах безлесья степей и образования чернозема: В. В. Докучаева, Г. Н. Высоцкого, Г. И. Танфильева и др. Я совершил с ним три экскурсии в районы Харьковского уезда, им ранее не посещенные.

1. Водораздел рек Копани и Уды (к западу от Дергачей), занятый большим дубовым массивом, здесь мы осмотрели дубравы со значительным участием *Dentaria quinquefolia* и *D. bulbifera*. Здесь также встречались и переходные формы между этими двумя видами, очень интересовавшие В. И.

2. Район М. Рогозянки на р. Уда, здесь я показывал обнаруженные мною степные склоны с довольно богатым видовым составом лугово-степных растений.

3. Эта поездка была более длительная, мы направились на юг Купянского уезда в район низовий р. Красной у села Кременного. Около него р. Красная впадает в Северный Донец и пересекает песчаную террасу последнего, на ней М. В. Клоков обнаружил целый ряд бореальных видов, из которых некоторые, как например болотная фиалка (*Viola palustris* L.), далеко оторваны от своего основного ареала. Здесь же встречаются сфагновые болотца, которые меня тогда очень интересовали. Мы сначала осмотрели бор, а затем эти болотца с болотными фиалками по их окраине. В уже упомянутом выше с. Кременное мы посетили местного лесничего, благодаря его содействию мы на лодке переехали р. Донец и поднялись на высокий коренной берег долины последней у р. Серебрянки. По этому склону на выходах мела в большом количестве встречается *Schivereckia podolica* Andrz. Здесь же я обнаружил один интересный злак из рода тонконог (*Koeleria*), который я позже описал как *Koeleria talievii* Lavr.

Как известно, В. И. был крупным специалистом по флоре и растительности меловых обнажений, и эта экскурсия была предпринята им специально, чтобы посмотреть на *Schivereckia podolica* на Донце.

С конца 1917 г. М. И. Котов пригласил меня принять участие в определении гербарных сборов экспедиции по изучению растительности Харьковского губернского земства. Разбор и определение этих материалов Валерий Иванович поручил М. И. Котову. Работа эта проводилась в большой комнате ботанического кабинета Харьковского ветеринарного института, где В. И. читал курс ботаники. Иногда он (В. И.) заходил к нам. Я работал над этими сборами в этом же кабинете, а иногда увозил большие кипы гербария для обработки домой в Дергачи. Учитель физики 8 класса гимназии, очевидно, встретил меня, нагруженного этими «кипами бумаги», потому что спросил меня на одном из уроков: «Лавренко, Вы занялись продажей оберточной бумаги, я видел Вас на Сумской». Я ему не без гордости ответил, что это гербарий, а не оберточная бумага и что я работаю — определяю гербарий у проф. В. И. Талиева.

В 1916 г. В. И. Талиев защитил докторскую диссертацию при Петроградском университете на тему «Опыт исследования процесса видообразования в живой природе», был избран профессором Московской сельскохозяйственной академии и вскоре переехал в Москву. Позже я с ним встречался только на ботанических съездах. Я считаю В. И. Талиева одним из своих учителей. Несмотря на его доброжелательность ко мне, я его очень стеснялся. В. И. называл меня «дикарем».

и растительности лесостепного Лебедянского и степного Старобельского уездов Харьковской губернии. Эти работы ко времени знакомства с ним я уже хорошо знал. Г. И. Ширяев был учеником В. И. Талиева, он в 1918 г. вернулся с империалистической и гражданской войн и решил готовиться к сдаче магистерских экзаменов при кафедре ботаники, т. е. у В. М. Арнольди, который отвел ему для занятий нижнюю комнату в здании ботанического института. Комната была довольно большая, в четыре окна. Григорий Иванович, познакомившись со мной и расспросив меня о моих ботанических занятиях, пригласил меня работать вместе с ним в этой комнате, где мы и работали летом и осенью. Помимо подготовки к магистерским экзаменам, он продолжал заниматься конспектом флоры Харьковской губернии и пригласил меня принять участие в этой работе, поручив мне обработку семейства сложноцветных. Относился он ко мне очень доброжелательно и ввел меня в сообщество «чаепитие» сотрудников кафедры. Дневной завтрак с чашкой чая совершался в комнате М. А. Алексеенко, здесь я впервые и познакомился с сотрудниками кафедры. Зимой все сотрудники кафедры работали в большой комнате верхнего этажа. Называлась она комнатой «специалистов», и обычно в ней работали студенты, проходившие большой практикум или готовившие свою дипломную работу. Помимо Ширяева и меня там занимались М. Я. Савенков, Л. И. Волков, Я. В. Ролл, а также ученики В. М. Арнольди, в служебном отношении связанные с Харьковским сельскохозяйственным институтом. У В. М. Арнольди был большой кабинет, который в эту зиму 1918 г. не отапливался, а он занимался в маленькой комнате рядом с нашей большой. Здесь я наблюдал, как он готовится к лекциям. В течение недели В. М. читал две или три лекции, накануне каждой из них он большую часть дня проводил в этой комнате, просматривая литературу и прохаживаясь взад и вперед, очевидно, восстанавливая в голове ту лекцию, которую он будет читать вслух студентам на следующий день. В эти часы его нельзя было беспокоить и заходить к нему в кабинет.

Ботанический институт, где я начал работать, посещали также ассистенты В. М. Арнольди по Высшим женским курсам, где он ведал кафедрой ботаники. Это были Н. В. Морозова-Водяницкая, Н. Т. Дедусенко и А. И. Прошкина (впоследствии — Прошкина-Лавренко).

Как уже упоминалось, В. М. организовал к югу от г. Змиева, на правом коренном берегу Северного Донца, облесенным большим массивом дубового леса, Северо-Донецкую биологическую станцию Харьковского университета и начал вместе со своими учениками активно изучать водоросли в водоемах поймы р. Донца, так как почти все вышеупомянутые ученики В. М. были альгологами. Эта альгологическая школа сыграла большую роль в изучении водорослей Украины и некоторых других районов России.

Самым крупным ученым среди них был несомненно **Александр Аркадьевич Коршиков**, специализировавшийся на изучении микроскопических зеленых водорослей. Не могу не вспомнить трагическую судьбу этого талантливого альголога. При приходе немцев он не успел эвакуироваться из Харькова, ему удалось выехать в соседнюю Полтавскую область, где он заведовал школой в одном из сел. Местные партизаны были связаны с А. А., который выдавал им документы с печатью школы. На него донесли немцам, он был ими захвачен и вывезен в Германию, где и работал на подземном заводе, изготовлявшем секретное оружие. При отступлении немецких войск ими был взорван этот завод вместе с рабочими, таким образом погиб и А. А. Об этом жене А. А. Коршикова сообщил один из пленных, которому удалось спастись, так как он работал в бухгалтерии этого завода. Случайная встреча его с женой Коршикова произошла после войны в одной из сберкасс г. Харькова. Он услышал фамилию Коршикова, которую назвал вслух кассир. Выяснив, что это жена Коршикова, он рассказал ей о трагической гибели мужа.

Большую роль в изучении диатомовых водорослей сыграла А. И. Прошкина-Лавренко. Много сделала по изучению высших (бурых и красных) водорослей Черного моря Н. В. Морозова-Водяницкая, применившая для этого методы сухопутной геоботаники. Я. В. Ролл, упомянутый мною выше, одно время возглавлял Институт гибробиологии АН УССР.

Л. А. Шкорбатов провел большую работу по гидробиологическому изучению водорослей с целью выяснения наиболее пригодного района Донца для водоснабжения г. Харькова.

Некоторые из этих учеников Владимира Митрофановича имели впоследствии своих учеников.

Так мы работали все вместе до весны 1919 г. Когда потеплело, мы переселились в свою комнату, где и продолжали работать. Георгий Иванович Ширяев продолжал готовиться к магистерским экзаменам. Помню, что он изучал большую иностранную работу по эмбриологии и другие крупные сводки по морфологии высших растений. Весной же он и сдавал экзамен по ботанике В. М. Арнольди. На следующее после этого дня утро я зашел в комнату и увидел, что Г. И. раскладывает папки со старым гербарием, собранным в прошлом веке. Когда я его спросил, сдал ли он экзамен, он ответил, что если бы не сдал, то вряд ли находился бы здесь и занимался гербарием. Вскоре он сдал и два остальных экзамена: по физиологии растений профессору Вячеславу Константиновичу Залесскому (1871—1936) и по геологии проф. Д. Н. Соболеву (1872—1949), но грозные события гражданской войны оторвали Г. И. Ширяева от любимой работы. Как офицер запаса, он был в 1919 г. призван в армию «белыми», занявшими Харьков. Последний раз я видел его в лазарете, он был сильно контужен в бою под Корочей. В дальнейшем судьба его забросила в Болгарию, затем он долго работал заведующим гербарием при кафедре ботаники проф. Подперы в Университете Брно (Чехословакия). Здесь он опубликовал на латинском языке две большие монографические работы о родах *Onobrychis* и *Trigonella*. Там же ему удалось опубликовать на гектографе (или что-то в этом роде) два выпуска нашей общей работы «Конспект флоры Харьковской губернии» на латинском языке,[7] кончая сем. Крестоцветных по системе Энглера. В конце концов судьба забросила его в Нью-Йорк, где он бедствовал, перебиваясь случайными заработками, но продолжал заниматься в гербарии Нью-Йорка,[8] работая над родом астрагалов (*Astragalus*). Хороший некролог о нем написал известный австрийский ботаник Карл Рехингер (K. Rechinger f.) в австрийском Ботаническом журнале «Phyton». Судьбу Г. И. Ширяева можно сравнить с одной из замечательных жизненных форм растений степей «перекати-поле» — от степей востока Украины ему пришлось в своих скитаниях добраться до Америки и умереть на чужбине.

Как уже указывалось, осенью 1919 г. ряд профессоров-биологов покинули Харьков и направились на юг. В. М. Арнольди в качестве своего заместителя оставил самого старого члена кафедры Михаила Алексеевича Алексеенко, который осенью переселился в здание Ботанического института, в одну из комнат второго этажа, где топилась изразцовая печь. Там стоял диван, на котором он спал. Однако он не долго пробыл на этом посту, осенью у него был «удар», он потерял зрение, почти не мог передвигаться, и его отправили в больницу на Сумской улице. Его молодой родственник (кажется, племянник) и я несли его на носилках в больницу, где он вскоре и скончался.

После его смерти кафедрой ботаники начал ведать другой старейший ученик В. М. Арнольди — Леонид Андреевич Шкорбатов. Второй доцент ботаник-эколог М. Я. Савенко скончался осенью этого же года. Он вместе с другими работниками Университета выезжал на экскурсию на озеро Лиман в долине Донца, там он заразился сыпным тифом, с трудом возвратился в Харьков и вскоре умер. Я к нему заходил, он был в сознании и узнал меня. Это было мое последнее свидание с этим хорошим и добрым человеком.

Суровые вихри гражданской войны разметали научно-педагогический персонал высших учебных заведений Харькова, и в первую очередь Университета. В. М. Арнольди некоторое время преподавал в существовавшем тогда Университете в Екате-

---

[7] Conspectus criticus flora Charkoviensis. Pars. 1. *Pterodophyta* (*Gymnospermae*) et Monocotyledones. Brunäe, 1926. P. 1—65; Florae Charkoviensis conspectus criticus. Pars. 2. (*Juglandaceae* — *Cruciferae*). Brunäe, 1926. P. 66—103.

[8] Нью-Йоркского ботанического сада в Бронске, где Г. И. Ширяев подрабатывал дворником. — *Р. Камелин.*

ринодаре, но уже в начале 1920-х гг. и этот Университет был реорганизован в педагогический институт, и В. М. с семьей переехал в Москву, где начал работать в своей alma mater — Московском университете. Жилось ему здесь очень нелегко, и в 1924 г. он преждевременно скончался.

Ленинград

УДК 58 (091) Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 2

ЕВГЕНИЙ МИХАЙЛОВИЧ ЛАВРЕНКО ВО ВРЕМЯ ВОЙНЫ В МОСКВЕ

A. N. SEMYONOVA-TIEN-SHANSKAYA. EUGENIY MICHAILOVICH LAVRENKO IN MOSCOW DURING THE WAR

Евгений Михайлович как человек внимательный и добрый, пожалуй, лучше всего раскрылся в Москве, во время работы спецбригады помощи фронту, которая была организована Постановлением Президиума Академии наук СССР в начале 1942 г. при Институте географии АН СССР. Во главе бригады стоял проф. И. П. Герасимов, Евгений Михайлович считался его заместителем. Практически всеми работами они руководили вместе. В задачи спецбригады входило составление карт проходимости и взлетно-посадочных условий в зоне действия наших армий. Эти карты составлялись на основе детальной проработки всех имеющихся материалов геоморфологами, почвоведами и геоботаниками, т. е. на основе комплексного изучения всех природных условий, по тому же типу, как проводилась работа в больших комплексных довоенных экспедициях СОПС АН СССР. Сплоченный коллектив сотрудников Института географии, Почвенного и Ботанического (БИН) институтов, работавший в предвоенные годы (1939—1941) в Противоэрозионной экспедиции на Русской равнине, стал основным исполнителем этих работ. Правда, от Почвенного института в бригаду включились не полевые работники экспедиции, а сотрудники картографической лаборатории Н. Н. Розов, А. А. Ерохина и Ю. А. Ливеровский. От Института географии в этих работах принимали участие А. С. Кесь, А. Ф. Гужевая, А. С. Доскач, Г. В. Обидиентова, А. В. Живаго, В. С. Волынская и др. Ботанические работы сперва вели застрявшие в Москве в 1941 г. Г. Н. Благовещенский и В. Н. Васильев. Они летом 1941 г. выехали в поле в составе отряда Равнинной экспедиции, но из-за военных действий не смогли вернуться в Ленинград, остались в Москве и сразу же включились в оборонные работы. В конце 1941 г. Г. Н. Благовещенский был мобилизован в ряды Красной Армии и погиб; вместо него по распоряжению вице-президента АН Л. А. Орбели в Москву из Казани (куда был эвакуирован БИН) была вызвана я.

У большинства оставшихся в Москве сотрудников Института географии семьи были эвакуированы в Алма-Ату, поэтому ленинградцы жили у своих друзей: Евгений Михайлович — у И. П. Герасимова, я — у А. С. Кесь. Одну комнату в ее квартире заняли еще с лета В. Н. Васильев с женой Марией Константиновной. Он в 1941 г. работал в Приволжском отряде Равнинной экспедиции, которую возглавляла А. С. Кесь; по возвращении в Москву летом 1941 г. она предложила Васильевым временно поселиться у нее. Однако они как-то не вошли в коллективную жизнь сотрудников спецбригады, в то время как бессемейные профессора Иннокентий Петрович и Евгений Михайлович, А. С. Кесь, я и А. А. Ерохина (овдовевшая в первый месяц войны и страшно тосковавшая), а потом и вызванный из армии Л. Е. Родин и другие составляли дружный «колхоз».

Оба они — Иннокентий Петрович и Евгений Михайлович — дополняли друг друга. Первый — экспансивный, живой, энергичный иногда, казалось, подавлял более инертного Евгения Михайловича. И мы даже смеялись, что Евгений Михайлович



Сотрудники Отдела геоботаники БИН АН СССР. Ленинград, 1946 (47?) г.

Слева направо: 1-й ряд — Е. М. Лавренко, С. Я. Соколов, В. Б. Сочава; 2-й ряд — А. М. Семенова-Тян-Шанская, Е. П. Матвеева, Е. В. Шифферс, К. Н. Игошина, О. Н. Буткевич; 3-й ряд — Н. Г. Солоневич, В. М. Понятовская, Л. А. Соколова.

«дрожит перед „начальником"» (как звали в глаза и за глаза Иннокентия Петровича), как «кролик перед удавом». Но это только казалось, так как в научном отношении они были равны, и Иннокентий Петрович всегда высоко ставил авторитет и мнение Евгения Михайловича. Работать под их общим руководством было очень интересно и сложно. И вместе с тем это была большая научная школа, благодаря которой почти все сотрудники выросли в научном отношении.

Всегда надо было быть начеку. Ведь помимо срочной повседневной работы — сдачи очередных листов карт (часто — очень срочно) для размножения в Трест Спецгео при Инженерном комитете Генерального штаба — надо было писать пояснительные тексты к каждому листу карты, составлять объяснительные записки, давать консультации приезжающим командирам разного ранга по очень разнообразным вопросам. Рабочий день у нас всех был не нормирован. Мы обычно приходили к 10 часам утра, а уходили около 8—9 часов вечера, часто приходилось ночью дежурить в Институте (дежурили по 3 человека, не считая вахтера) или оставаться по звонку из Инженерного комитета или Генерального штаба для срочной консультации вечером, а иногда и ночью. Меня же Иннокентий Петрович часто просил остаться на ночь помогать чертежникам при сдаче очередного срочного заказа.

Помню, один раз я дежурила с Евгением Михайловичем. Была осень 1942 г. Положение на фронтах было тяжелое (это мы знали по тому, какие листы карт надо было срочно готовить). Было холодно, мокро, темно и как-то особенно грустно. Я не выдержала и заплакала. И вдруг Евгений Михайлович подсел ближе, положил руку на плечо и заговорил — тихо, мягко и серьезно. Он говорил о том, что ему очень тяжело, что если я знаю о том, как и где погибли мои близкие, то он ничего о своей семье не знает. Ведь Анастасия Ивановна и дети оказались в оккупированном Харькове. Это последнее, что ему известно о них. Он вынул бумажник, а из него — фотокарточку Анастасии Ивановны с ребенком на руках. Показал ее, сказав: «Это все, что сейчас у меня есть». После этого разговора мы как-то стали ближе и внимательнее друг к другу.

Евгений Михайлович как бы взял шефство над всеми нами в смысле «культурного роста». Он сказал как-то всем, что, во-первых, необходимо по возможности слушать музыку, так как в 1942 г. начались концерты в Зале Консерватории, и, во-вторых, надо ходить на выставки картин пусть даже малоизвестных художников, которые стали организовываться в Третьяковке.

Я поражалась, как много знает Евгений Михайлович о живописи, как понимает красоту пейзажа и как интересно говорит о современных художниках. Особенно ему понравились 2 работы Пластова: «Сенокос» и «После бани». На меня они не произвели впечатления, хотя, безусловно, выделялись среди других вещей. Но я до сих пор помню, как Евгений Михайлович говорил о них и уверял меня, что я не права. На первой его поразило, что Пластов верно изобразил очень много луговых цветущих растений и вместе с тем не показал их банально-натурально, а обобщил на залитом солнцем лугу. А вторая картина как-то перенесла его в раннее детство, и он тихо с улыбкой говорил о том, как верно передано выражение ребенка, которого заботливо купает обнаженная мать, как ей холодно и она торопится скорее отпустить его домой, в теплую хату. Сейчас, вспоминая эти картины и рассуждение о них Евгения Михайловича, невольно думаешь о нем, как о художнике в глубине души.

Билеты в Консерваторию он просто приносил сам. Иногда всем, иногда приглашал кого-нибудь пойти с ним вдвоем. Эти походы на концерты с ним тоже запомнились. Пожалуй, именно Евгению Михайловичу я обязана тем, что стала лучше понимать, а потом и любить музыку Д. Д. Шостаковича. Зато когда вернулся в Москву в 1943 г. Кукольный театр Сергея Образцова и билеты в него можно было легко достать, мы с Шурочкой Ерохиной стали водить туда Евгения Михайловича. Сначала он сопротивлялся и относился к Кукольному театру скептически, но после просмотра спектакля «Ночь перед Рождеством» пришел в полный восторг.

Весел он бывал также и на «капустниках» по случаю встречи Нового Года, которые устраивались у А. С. Кесь. Приготовляли всем подарки-самоделки. Так, Герасимов уже в конце войны получил бумажный орден «Босфора I степени», потому что перед тем он поручил всем заняться детальным картированием «территорий Восточного фронта военных действий» (территории Северного Китая, МНР и нашего Дальнего Востока), на что ему Шурочка и я ответили: «Хорошо, „и хотя мы не были (я не был) на Босфоре, мы Вам (я тебе) придумаем(ю) о нем”, как сказал Есенин». После этого все стали называться «босфоровцами», а начальнику дали соответствующий орден.

В декабре 1942 г. приехал из Казани (где была вся Академия наук) почвовед С. В. Зонн и привез мне известие о том, что на фронте убит мой брат и что сестра моя Вера Михайловна, находящаяся в Казани и работающая в СОПСе, тяжело больна дифтеритом. Он приехал в Институт вечером, во время моего дежурства, и утром я стала просить Иннокентия Петровича и Евгения Михайловича отпустить меня в Казань, рассказав о своем горе и беспокойстве за сестру. Они понимали, что я должна была ехать, но шло наше наступление на Северном Кавказе, готовилось, видимо, что-то в бассейне Дона и Волги — каждый день мы получали все новые и новые задания, постоянно приезжали из Штаба по разным вопросам (например, чем кормить лошадей под Астраханью?), и мы были завалены работой. А геоботаников было только двое — Евгений Михайлович и я (Родин еще был в Армии!). Что делать? Евгений Михайлович все же сказал, чтобы я собиралась ехать дня через 3—4. А пока он и Герасимов связались по телефону с председателем СОПСа в Казани Иваном Степановичем Лупановичем и просили: 1) обеспечить всеми лекарствами в больнице мою сестру и 2) ежедневно сообщать по телефону о состоянии ее здоровья им на квартиру Иннокентия Петровича (надо сказать, что Лупанович, друживший с Герасимовым, все исполнил точно). Евгений Михайлович, кроме того, обещал, что все, что я не доделаю за 3 дня, он доделает сам (шли волжские листы, как раз тех районов, где мы работали в 1939 и 1940 гг.). Но на другой день я пришла в Институт (ночью дежурили Иннокентий Петрович и А. С. Кесь), и по лицу Александры Семеновны поняла, что случилась какая-то беда. Выяснилось, что Евгений Михайлович попал

под троллейбус и находится в Первой градской больнице. И мы втроем — Иннокентий Петрович, А. С. Кесь и я — поехали туда. В темном коридоре на полу лежали больные. «Ищите вашего профессора», — сказала нам медсестра. И мы нашли-таки его, с перевязанной головой, без очков, жалкого и беспомощного. После разговоров Иннокентия Петровича с главврачом Евгения Михайловича перевели в палату. Мы наладили дежурства у него. Главное заключалось в том, чтобы его кормить дополнительно. Но чем? Складывали в пол-литровую баночку второе от 5 обедов (Иннокентия Петровича, А. С. Кесь, Евгения Михайловича, Шурочкиного и моего) и носили ему. Первые 2 дня кормили с ложечки. Но самое для меня тяжелое было то, что ехать в Казань я не могла. Работа, которую мы должны были делать с Евгением Михайловичем, свалилась теперь на меня одну. Евгений Михайлович пробыл в больнице дней 10. На другой день после того, как его привезли домой, на квартиру Иннокентия Петровича, я уехала в Казань.

Эта травма, которая оказалась в общем-то не очень страшной, еще больше сблизила Евгения Михайловича с нами, и нам всем с ним стало проще.

Весной 1942 г. в Институте географии появился Л. Е. Родин и сразу включился в работу Спецбригады. После победы под Сталинградом вообще стало как-то легче дышать и легче работать. Иннокентий Петрович и Леонид Ефимович решили, что необходимо начать обобщение накопленных материалов: во-первых, попытаться обобщить картографические материалы и начать подготовку к созданию обобщенных карт для всей европейской части Союза (решено было создать серию карт природы, в которую входили бы геоморфологическая и почвенная карты, карта растительности и синтезированная на их основе ландшафтная карта); во-вторых, написать монографию «Элементы проходимости» специально для Инженерного комитета Красной Армии. Эта работа выходила в 1943 и 1944 гг. на первый план. Составителями ее являлись И. П. Герасимов, Е. М. Лавренко (авторы и руководители), А. С. Кесь, А. А. Ерохина и я (основные исполнители). Помимо общего текста решили дать анализ и оценку проходимости на конкретных примерах (на крупномасштабных картографических материалах) в окрестностях крупных городов: Москвы, Ленинграда и Киева. Считалось, что если будет возможность, то хорошо бы провести там и полевые исследования. А пока начали подбирать материал по литературным данным.

Работа над составлением сборника понемногу продвигалась. Для натурных съемок в 1944 г. летом мы с А. С. Кесь выезжали на Украину и работали под Киевом. Мы ощутили очень теплое отношение к нам со стороны украинских ботаников — Д. К. Зерова, А. Н. Окснера и других, как только упомянули о том, что являемся сотрудниками Евгения Михайловича. Там, в Киеве, его любили и уважали.

Одновременно он и Иннокентий Петрович с увлечением разрабатывали легенды к ландшафтным картам для европейской части Союза и для Дальнего Востока (т. е. для Забайкалья, севера МНР, Маньчжурии и нашего Уссурийского края). Для Дальнего Востока была составлена в масштабе 1 : 1 500 000 настоящая ландшафтная карта, а для европейской части СССР ее как-бы «военизировали», включив в легенду характеристику «проходимости ландшафтов».

Первая карта очень понравилась В. Н. Сукачеву. Он приехал в Москву, наверное, осенью 1944 г. Я столкнулась с ним на углу Пыжевского и Старомонетного переулков, возвращаясь из Почвенного института в Институт географии. Владимир Николаевич беспомощно стоял на углу под дождем, не зная, куда идти, и очень обрадовался мне. Я привела его в Институт, в нашу комнату, где были Евгений Михайлович и Иннокентий Петрович, побежала ставить чайник, чтобы напоить Владимира Николаевича горячим чаем. А Л. Е. Родин, Шурочка Ерохина и другие вешали на стены карты. Перед ландшафтной картой Дальнего Востока и Забайкалья Владимир Николаевич сперва стоял, а потом попросил стул и долго сидя рассматривал ее, читая внимательно легенду. Все молчали. Мы ведь составляли карту, не зная региона, только один В. Н. Васильев знал Дальний Восток. А В. Н. Сукачев работал в Забайкалье, на Байкале, и потому его оценка была для всех очень важной. И когда он, поднимаясь со стула, сказал Иннокентию Петровичу и Евгению Михайловичу, что ничего

подобного он не видел, что карта очень хороша, наши начальники просияли. К сожалению, эти ландшафтные карты так и не увидели свет. И. П. Герасимов очень быстро (как всегда бывало с ним) остыл к этой идее. Из серии «Карты природы» вышли только 2 карты для европейской части СССР в масштабе 1:2 500 000 — «Почвенная карта», составленная Н. Н. Розовым, и «Карта растительности», под редакцией Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы. В основу последней были положены (для большей части территории) материалы Спецбригады. Сборник «Элементы проходимости» был закончен и передан в Инженерный комитет при Генеральном штабе Красной Армии. В него вошли в качестве натурных примеров описания ландшафтов, почв и растительности для окрестностей больших городов: Москвы, Киева, Ленинграда. Для первого района за основу взяли литературные данные, для Киева мы провели съемку на правом и левом берегу Днепра, а окрестности Ленинграда были составлены по материалам Е. А. Галкиной (болота), лесным планам и литературным данным.

За работу по спецкартированию Евгений Михайлович получил Орден Отечественной войны II степени, Иннокентий Петрович — Орден Красной Звезды, А. С. Кесь — Орден Трудового Красного Знамени, а все остальные сотрудники — благодарности в приказе.

Работать под руководством Евгения Михайловича и Иннокентия Петровича было очень интересно. Иннокентий Петрович весь горел, он всегда был в движении и всегда предлагал что-то новое. Евгений Михайлович, наоборот, требовал основательно все продумать, обязательно просмотреть всю литературу по тому или иному району, либо той или иной проблеме. Сколько раз он заставлял переделать текст и пересмотреть контуры на карте, обязательно согласовать все данные с почвоведами, с геоморфологами и еще раз все проверить. Эта работа по спецкартированию была очень хорошей школой по комплексному изучению ландшафтов. Поэтому, когда после войны почти все члены бригады спецкартирования были включены в работы, связанные с государственными лесными полосами на юго-востоке, это явилось как бы продолжением ландшафтных исследований. Руководили этими работами вместе с В. Н. Сукачевым те же наши начальники: И. П. Герасимов и Е. М. Лавренко, скрепленные большой дружбой.

Евгений Михайлович раскрывался только с очень близкими людьми, и многим поэтому казался сухим и педантичным, а на самом деле это был приветливый, добрый и честный человек. Зная это, работать с ним было легко и просто. Особенно все радовались за него, когда пришли первые вести об освобождении нашими войсками Харькова. Как только в первый раз был освобожден этот город, Евгений Михайлович, естественно, рвался поехать туда, чтобы узнать что-нибудь о своей семье. Однако освобождение Харькова было недолгим, и наши части снова оставили его. Но через какое-то время вечером в Институт географии пришла женщина, военный врач, с известием о сыне Евгения Михайловича Юре, который оказался рядовым в той же части, где служила она. Их эшелон шел на фронт через Москву, и эта женщина-врач, получив на короткое время увольнение из части, спешила найти родных своих товарищей, чтобы сообщить им о судьбе их близких. Каким образом она нашла Институт географии, я не знаю, но она искала профессора И. П. Герасимова, чтобы от него узнать об его друге профессоре Е. М. Лавренко и передать ему, что сын его жив и находится в рядах Красной Армии. Но Иннокентия Петровича и Евгения Михайловича в этот вечер не было в Институте. Мы записали номера части и полка, где служил Юра, и выяснили, где и сколько времени будет стоять этот эшелон в Москве. Вечером позвонил Иннокентий Петрович (Евгений Михайлович был на концерте в Консерватории), все выслушал, записал и, не знаю каким образом, добился рано утром машины, чтобы поехать с Евгением Михайловичем туда, где стоял эшелон. Потом он рассказывал, что Евгений Михайлович был поражен свиданием с сыном. Он узнал от него, что Анастасия Ивановна и дочь Татка живы, но не смогли уйти с нашими частями из Харькова, так как Татка была больна скарлатиной, что первую оккупацию они пережили более или менее благополучно, скрываясь периодически в деревне у деда, и что Юра ушел с частями Красной Армии один. Узнав все эти вести,

все вздохнули и стали более спокойно ждать освобождения Украины и Крыма. Ведь в Крыму, в Симферополе остался отец А. С. Кесь с дедушкой и бабушкой, и о них тоже ничего не было известно.

Когда через некоторое время наши войска освободили Харьков и Крым, И. П. Герасимов добился через вице-президента АН Л. А. Орбели и начальника Инженерного комитета Генерального штаба двух командировок: А. С. Кесь направлялась в Симферополь, а Е. М. Лавренко — в Харьков для ознакомления с оставшимися там картографическими и географическими материалами и архивами немцев, необходимыми для работы спецбригады. Таким образом, А. С. Кесь и Евгений Михайлович улетели на грузовых военных самолетах в Крым и в Харьков. После их возвращения, когда выяснилось, что их близкие живы, начались хлопоты (опять же через Академию наук и Инженерный комитет) о разрешении приехать в Москву на постоянное жительство отцу А. С. Кесь и жене и дочери Е. М. Лавренко. И Евгений Михайлович еще раз поехал в Харьков за ними. Встречали семью Лавренко на Курском вокзале Л. Е. Родин, А. А. Ерохина и я. Поселились Анастасия Ивановна и Татка вместе с Евгением Михайловичем в квартире И. П. Герасимова на Большой Калужской улице, дом 13. Там были 2 комнаты и кухня. В задней комнате жили Евгений Михайлович и Анастасия Ивановна, Татка спала на кухне, а в передней, проходной комнате — Иннокентий Петрович. Когда вернулась из Алма-Аты семья Герасимова, Лавренки переехали к Сергею Степановичу Соболеву — почвоведу, товарищу Евгения Михайловича еще по работе в Харькове. Там они жили до осени 1944 г., когда началась реэвакуация биновцев в Ленинград.

В заключение следует отметить скромность и доброту Евгения Михайловича, о которой почти никто не знал. После возвращения из эвакуации в Ленинград он очень незаметно старался помогать сотрудникам Отдела геоботаники, имеющим продовольственные карточки служащих и не прикрепленным к лимитному магазину для научных работников (докторов, кандидатов и академиков с член-корреспондентами). Эта помощь чертежникам выражалась в том, что через день Евгений Михайлович приносил на работу буханку хлеба и старался очень незаметно (иногда через меня) передать ее в чертежную А. А. Гербиху, чтобы по установленной очереди лишний хлеб получали бы все чертежники. Кроме того, он и Анастасия Ивановна старались как могли помочь Александре Алексеевне Ерохиной (в Москве), ставшей в 1945 г. матерью-одиночкой. Обычно, когда я ехала в Москву, Евгений Михайлович приезжал к поезду и передавал запакованный пакет с продуктами «для ребенка Александры Алексеевны», спрашивая при этом, не затруднит ли это меня. Или отвозил сам, когда ехал в Москву, и там передавал пакет А. С. Кесь с той же просьбой. Старался он также подсунуть незаметно что-нибудь съестное и нашей машинистке О. Н. Буткевич. При этом стеснялся, когда его благодарили.

© А. М. Семенова-Тян-Шанская

Санкт-Петербург

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2000. Т. 85. № 2)

Стр.

ВОДОРОСЛИ — *ALGAE*

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

The Botanical Journal is the edition of the Russian Botanical Society. Its main tack is to give a correct interpretation of the most important theoretical and methodological trends in modern botany evolution. Articles of Russian and foreign authors are published in the Botanical Journal. They are published in Russian and in English. The instructions to authors are also presented.

«Ботанический журнал» является печатным органом Русского ботанического общества и ставит своей основной задачей освещение важнейших теоретических и методологических направлений развития современной ботаники.

Журнал включает в себя следующие разделы.

Обзорные статьи.
Оригинальные статьи.
Сообщения.
Систематические обзоры и новые таксоны.
Флористические находки.
Охрана растительного мира.
Методика ботанических исследований.
Числа хромосом.
История науки.
Юбилеи и даты.
Потери науки.
Критика и библиография.
Ботанические путешествия.
Хроника.
В Русском ботаническом обществе (информация о деятельности РБО).
Письма в редакцию.

В Ботаническом журнале печатаются статьи российских (как правило, членов РБО) и иностранных авторов, содержащие не опубликованные ранее новые фактические данные и теоретические выводы. Статьи публикуются на русском или английском языке. К статье должно быть приложено заявление, в котором необходимо указать:

а) фамилию, имя, отчество (полностью) автора (авторов);
б) членство в РБО (номер членского билета);
в) специальность, ученую степень и звание;
г) адрес и телефон;
д) если авторов несколько, указать, с кем из них вести переписку.

Примечание. Статьи аспирантов и стажеров должны иметь отзывы руководителей.

Редакция Ботанического журнала просит авторов при направлении статей в печать руководствоваться изложенными далее правилами.

1. В редакцию представлять 2 экземпляра статьи, напечатанной через 2 интервала на пишущей машинке с крупным (стандартным) шрифтом и черной лентой на одной стороне нескрепленных листов писчей бумаги формата А4. Оттиски шрифта на бумаге должны быть четкими. Поля сверху, снизу и слева — 3 см. Статья, отпечатанная на компьютере, должна отвечать тем же требованиям (шрифт — Times Cyr; размер шрифта — 14; интервал между строк — 1.5).

2. Объем статей не должен превышать (при условии длины строки — не более 65 печ. знаков и числа строк на листе — не более 30): для обзорных — 25 стр. машинописного текста;

для оригинальных статей — 22; для сообщений — 15; для статей, помещаемых в разделы «Критика и библиография», «Юбилеи и даты», «Потери науки», «В Русском ботаническом обществе» и «Хроника», — не более 5—6 стр. В этот объем входят таблицы, литература и подписи под рисунками (текстовыми и вклейками). Объем рисунков не должен превышать 1/4 объема статьи.

3. Статьи с материалами о новых таксонах (видах и внутривидовых таксонах) рассматриваются только при присылке типа или изотипа этих таксонов. Со статьями о новых флористических находках должны быть присланы дубликаты образцов.

Примечание. Гербарные образцы следует высылать либо в редакцию Ботанического журнала, либо в Ботанический институт им. В. Л. Комарова на имя Д. В. Гельтмана с пометкой «Для Ботанического журнала».

4. Статьи с материалами о новых таксонах должны иметь латинский (для палеоботанических работ диагноз может быть представлен либо на латинском, либо на английском языке) и русский тексты описаний новых таксонов.

Примечание. В соответствии с рекомендацией Международного ботанического кодекса тип (для новых таксонов) указывается после диагноза или описания.

5. Статьи должны быть правильно оформлены.

А. Общий порядок расположения частей статьи

1. УДК.
2. Инициалы, фамилия автора.
3. Название статьи.
4. Инициалы, фамилия автора и название статьи на англ. яз.
5. Аннотация (не более 15 строк м. п.). [В конце аннотации следует привести ключевые слова].
6. Собственно текст статьи. [Статьи экспериментального характера, как правило, должны иметь разделы: Введение (без заголовка), Материал и методика, Результаты и их обсуждение, Выводы].
7. Список литературы (с новой страницы).
8. Наименование учреждения, в котором была выполнена работа, и город, где оно находится (по желанию авторов — их электронный адрес).
9. Подпись автора (авторов).
10. Подписи к рисункам и таблицам-вклейкам (на отдельной странице).
11. Резюме на англ. яз.[1] (на отдельной странице).

Б. Оформление текста

1. Вся разметка в статье, а именно выделение курсива, разрядки и т. п., делается от руки карандашом. Курсив в статье выделяют волнистой линией снизу, разрядку — штриховой линией снизу. Римские цифры I, II, III и другие подчеркивать сверху и снизу для отличия от арабской цифры 1 и букв П и Ш; обозначения сносок делать цифрами (не звездочками) и ставить их после знаков препинания (принята сквозная нумерация сносок в тексте статьи); в десятичных дробях ставить точки после целых чисел; точку же как знак умножения ставить на среднюю линию; если цифры даются столбцами, то при повторении не ставить кавычек, а повторить цифры.

В сомнительных случаях обязательно следует отмечать строчные буквы двумя черточками сверху, а прописные — двумя черточками снизу (например, $\underline{\underline{O}}$ — прописная буква, $\bar{\bar{o}}$ — строчная буква, 0 — нуль не подчеркивать; 3 — цифра три, $\underline{\underline{З}}$ — прописная буква).

Все особые знаки, а также буквы греческого и других алфавитов необходимо пояснять на полях.

---

[1] Если статья будет публиковаться на англ. яз., то п. 2, 3, 5—10 должны быть представлены на англ. яз., п. 4, 11 — на русском.

2. Рисунки и текстовые таблицы следует нумеровать арабскими цифрами в порядке первого упоминания и писать сокращенно: рис. 1, рис. 2, табл. 1, табл. 2 в круглых скобках или в общем контексте, на полях статьи делать заметку расстановки рисунков и таблиц (рис. 1, табл. 2 и т. д.). Фотографии, помещаемые в тексте, обозначать как рисунки; помещаемые на вклейках — римскими цифрами (табл. I, табл. II и т. д.) и так же писать в тексте (в подписях — таблица I).

Если рисунок один или таблица одна, то в тексте писать: см. рисунок, см. таблицу (если таблица текстовая), см. таблицу-вклейку (если это вклейка).

3. Латинские названия растений и фамилии авторов таксонов должны быть напечатаны на машинке; авторов таксонов следует называть один раз при первом упоминании таксона в тексте статьи.

Латинские названия растений должны быть приведены по новейшим источникам (это не касается понимания границ таксонов).

4. В таксономических статьях при названии видов и их синонимов следует приводить только первоисточники и крайне необходимую для раскрытия темы статьи литературу.

5. Названия учреждений при первом упоминании их в тексте даются полностью и сразу же в скобках приводится общепринятое сокращение; при повторных упоминаниях дается сокращенное название учреждений. Пример: Ботанический институт им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, повторно — БИН, в лабораториях БИН и т. д.

6. Фамилии иностранных авторов приводятся только в оригинальном написании. При первом упоминании в тексте приводятся инициалы автора, при повторном инициалы опускаются (повторно инициалы приводятся только при фамилиях авторов-однофамильцев).

7. Ссылки на литературу даются в такой форме: 1) в случае, когда фамилия автора дана в тексте: «указывал еще В. Л. Комаров (1909)»; 2) в случае, когда фамилия автора не дана в тексте: «как прежде указывалось (Комаров, 1909)»; 3) в случае указания страниц: «(Комаров, 1909 : 8—11)»; для иностранных работ: «указывал еще A. Engler (1909)» или «как прежде указывалось (Engler, 1909)».

Ссылки на работы располагаются в хронологическом порядке опубликования, например: (Schnaft, 1931; Carniel, 1961; Батыгина и др., 1963; Романов, 1966; Сравнительная..., 1990). Перенумерование работ в списке литературы и ссылки на них в тексте условными номерами не допускаются.

Названия цитируемых работ в тексте или в подстрочных сносках, как правило, не приводятся. При точном цитировании литературных источников (с кавычками) указание страниц источника обязательно.

В. Оформление «Списка литературы»

Список литературы печатается на машинке на отдельном листе и дается под заголовком «Список литературы». Каждая литературная ссылка начинается с абзаца.

Литература в списке располагается так: сначала приводятся в порядке русского алфавита работы, опубликованные на русском, украинском и других языках (кириллицей); затем в порядке латинского алфавита — напечатанные на английском, французском и других языках (латиницей). Работы отечественных авторов, опубликованные в иностранной печати, приводятся в списке иностранных работ; инициалы автора (или авторов) ставятся после фамилии; если приводится несколько работ одного автора, опубликованных в одном году, то в списке литературы и в тексте рядом с годом следует ставить буквы в алфавитном порядке: (1990а, б) — для отечественных работ и (1960a, b) — для иностранных.

Для журнальных статей последовательно приводятся фамилия автора, инициалы, заглавие статьи, название журнала (в принятом сокращении), год, том, выпуск (или номер) (арабскими цифрами), страницы (первая — последняя).

Например:

Котухов Ю. А. Новые виды рода *Elymus* (*Poaceae*) из Восточного Казахстана // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 89—93.

Hedge I. C., Lamond J. M. Studies in the flora Afghanistan. VII // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1968. Vol. 28. N 2. P. 89—161.

Для книг приводятся фамилия автора, инициалы, полное название книги, место издания (город), год издания, общее число страниц.

Например:

Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 448 с.
Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. 2 ed. N. Y., 1988. 555 p.

Ссылки на отдельные статьи из Трудов, Тезисов и коллективных монографий даются так:

Пылаев И. Г., Тяк Г. В., Шутов В. В. Некоторые особенности развития парциального куста черники и голубики // Дикорастущие ягодные растения СССР. Тез. докл. на Всесоюз. совещ. «Изучение, заготовка и охрана лесных дикорастущих ягодников». Петрозаводск, 1980. С. 139—141.

Диссертационные неопубликованные работы приводятся в списке следующим образом:

Аветисян Е. М. Палинология надпорядка Campanulaneae: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван, 1988. 34 с.

Г. Оформление текстовых таблиц

Все текстовые таблицы должны иметь заголовки и, если их больше одной, порядковый номер, который ставится над заголовком таблицы. В соответствующих местах текста должны быть сделаны ссылки на каждую таблицу, причем слово «таблица» сокращается (табл. 2).

Все сокращения, использованные в таблице, должны быть пояснены в Примечании, расположенном под ней.

Д. Оформление иллюстраций

Формат представляемых в редакцию иллюстраций не должен превышать 28 × 38 см. На обратной стороне каждой иллюстрации следует указать простым мягким карандашом, без продавливания:

а) фамилию автора, б) название статьи, в) порядковый номер рисунка, г) верх и низ.

Штриховые рисунки должны быть сделаны черной тушью на кальке или на плотной белой бумаге: все обозначения наносятся только на второй экземпляр, который может быть ксерокопией.

Фотоснимки представляются в 2 экземплярах, они должны быть контрастными, отпечатанными на гладкой (не сатинированной) бумаге с накатом, черно-белые. Обозначения на лицевой стороне фотографии следует делать только на одном экземпляре.

Рисунок должен быть по возможности разгружен от надписей; все условные обозначения должны быть объяснены в подписи к нему или в тексте. Выделы легенд ботанических и других карт, кривые графиков и т. п. нумеруются всегда справа или обозначаются буквами, а содержание этих обозначений раскрывается в подписи к рисунку или в тексте.

В подписи к рисунку указывается, что приведено на оси абсцисс и что на оси ординат.

Редакция высылает автору оттиск набранной статьи, которая должна быть проверена, подписана к печати и срочно возвращена в редакцию. Неполучение или несвоевременное получение авторской правки не приостанавливает печатание статьи. **Изменения и дополнения против оригинала не допускаются, должны быть исправлены только опечатки.**

Статьи, представленные с несоблюдением «Правил», будут возвращаться авторам.

Редакция высылает автору 5 экземпляров оттисков опубликованной статьи.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2000. Vol. 85. N 2) Page

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2000. Т. 85. № 2) Стр.

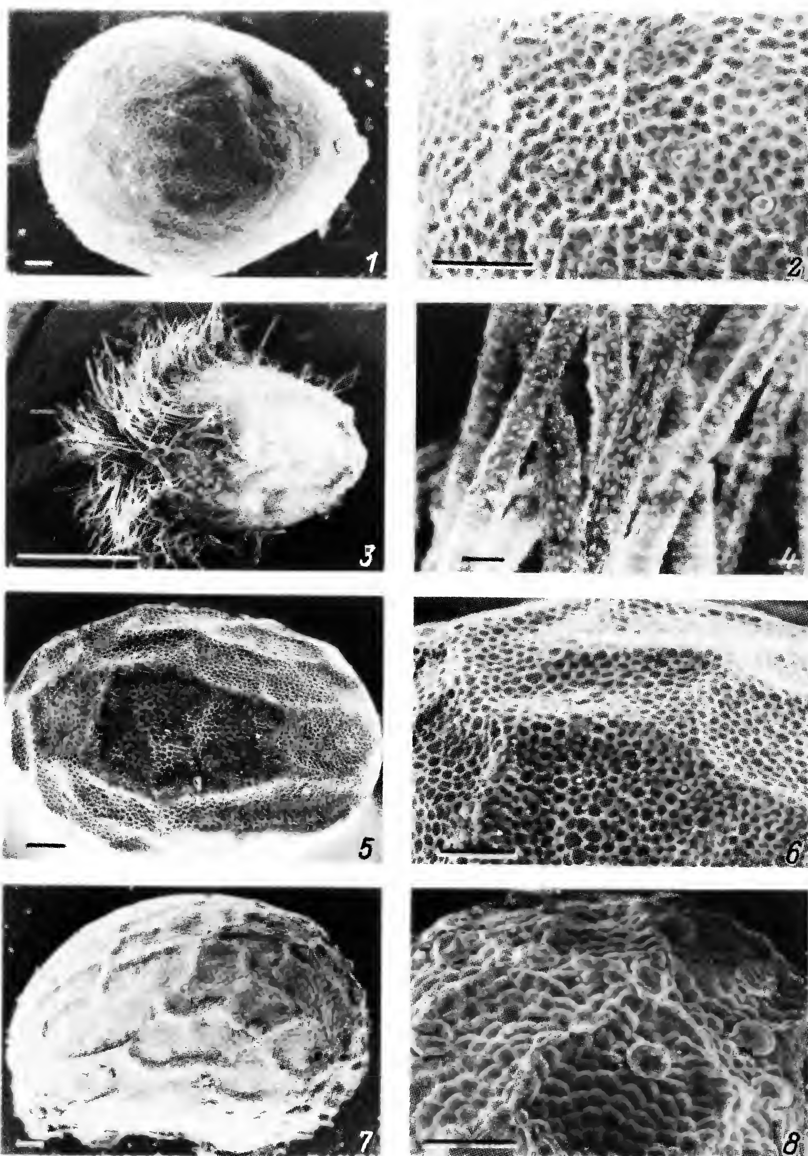
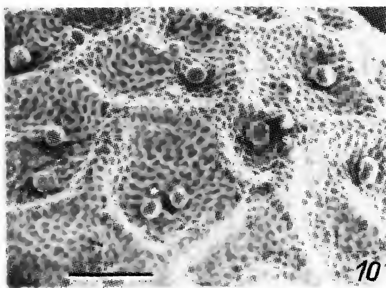
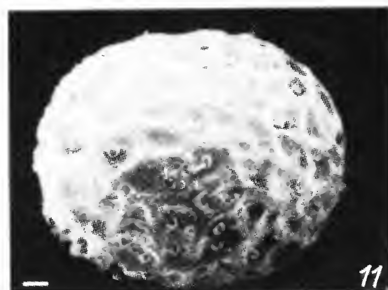


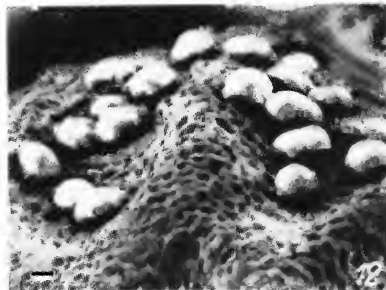
Таблица. Морфология эремов видов рода *Teucrium*.

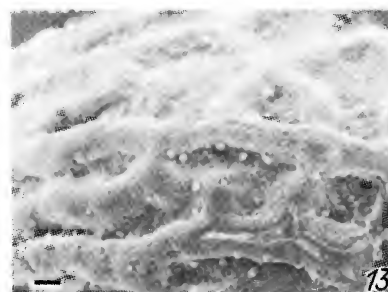
1, 2 — *T. ornatum*; *3, 4* — *T. betonicum*; *5, 6* — *T. scordiodes*; *7, 8* — *T. divaricatum*; *9, 10* — *T. collinum*; *11, 12* — *T. bracteatum*; *13, 14* — *T. parviflorum*; *15, 16* — *T. africanum*; *17, 18* — *T. fruticans*; *19, 20* — *T. taylori*; *21, 22* — *T. corymbosum*; *23, 24* — *T. compactum*; *25, 26* — *T. nepetoides*; *27, 28* — *T. bortys*. Масштабная линейка: *1, 2, 5—11, 13, 15, 16, 18, 20—25, 27, 28* — 100 мкм; *3, 17, 19* — 1000 мкм; *4, 12, 14, 26* — 10 мкм.

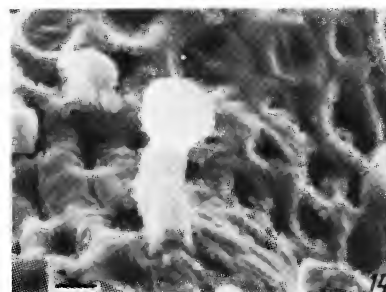














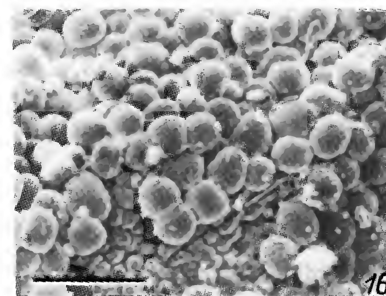
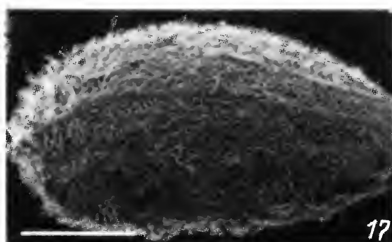
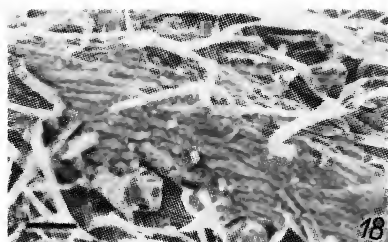
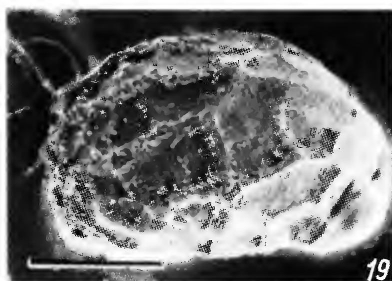
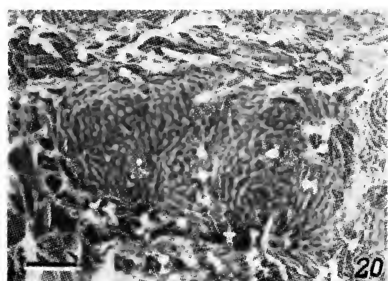


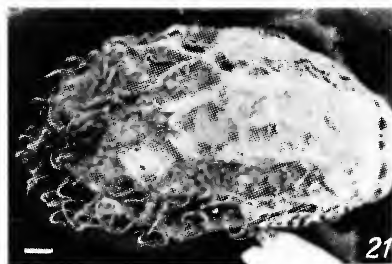
Таблица (*продолжение*).











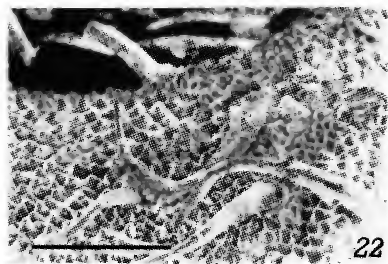
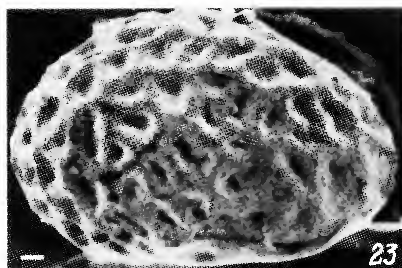
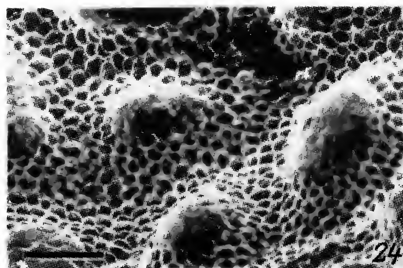
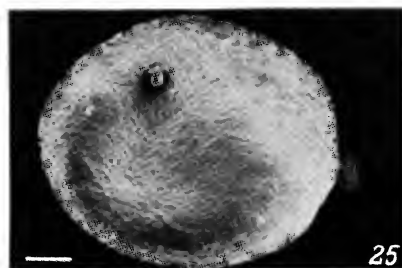


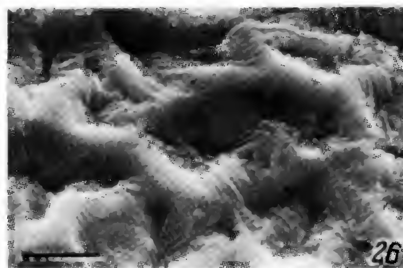
Таблица (*продолжение*).

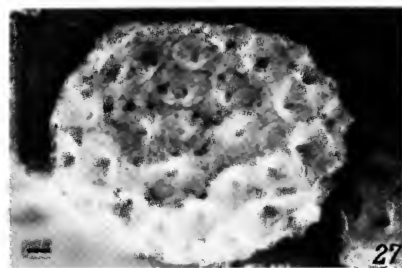
К с. 74











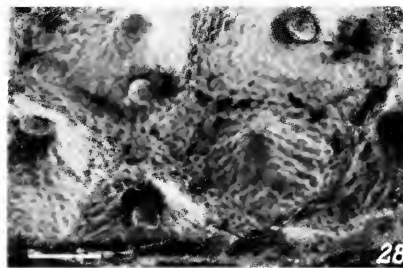


Таблица (*продолжение*).

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2000. Т. 85. № 2. 1—168.